Optimierung des Fortpflanzungsverhaltens: Wichtige Einflußgrößen auf Territorialität und auf Paarungen von europäischen Prachtlibellenmännchen (Odonata: Zygoptera)

Von der Gemeinsamen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Technischen Universität Carolo-Wilhelmina
zu Braunschweig
zur Erlangung des Grades einer
Doktorin der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)
genehmigte
D i s s e r t a t i o n

von

Dagmar Hilfert-Rüppell
aus Braunschweig

1. Referent: Prof. Dr. Otto Larink
2. Referent: PD Gunnar E. Rehfeldt
eingereicht am : 24.07.2003
Disputation am : 05.09.2003
Druckjahr : 2004

Vorveröffentlichungen der Dissertation

Teilergebnisse aus dieser Arbeit wurden mit Genehmigung der Gemeinsamen Naturwissenschaftlichen Fakultät, vertreten durch den Mentor der Arbeit, in folgenden Beiträgen vorab veröffentlicht:

Publikationen

Hilfert, D. & G. Rüppell. Alternative mating tactics in *Calopteryx splendens* (Odonata: Calopterygidae). Advances in Ethology 32: 47 (1997).

Hilfert, D. Motivation as a mechanism to optimise mating success in *Calopteryx* (Odonata: Calopterygidae). Advances in Ethology 32: 235 (1997).

Hilfert, D. & G. Rüppell. Alternative mating tactics in *Calopteryx splendens* (Odonata: Calopterygidae). Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 11: 411-414 (1997).

Hilfert-Rüppell, D. To stay or not to stay: decision-making during territorial behaviour of *Calopteryx haemorrhoidalis* and *Calopteryx splendens splendens* (Zygoptera: Calopterygidae). International Journal of Odonatology 2: 167-175 (2000).

Tagungsbeiträge

Hilfert, D. Motivation als Mechanismus zur Optimierung des Paarungserfolgs bei *Calopteryx splendens splendens* (Odonata: Calopterygidae). Graduiertentreffen der Ethologischen Gesellschaft, Münster (1997).

Hilfert, D. & G. Rüppell. Alternatives Paarungsverhalten der Prachtlibelle *Calopteryx splendens splendens*. Entomologen-Tagung, Bayreuth, Germany (1997).

Rüppell, G. & D. Hilfert-Rüppell. The influence of flight performance on mating success in odonates. First European Dragonfly Workshop, Meissendorf, Germany (1999).

Hilfert-Rüppell, D. Influences on fight outcome in *Calopteryx splendens splendens*. 2nd WDA International Symposium of Odonatology, Gällivare, Sweden (2001).

Optimierung des Fortpflanzungsverhaltens: Wichtige Einflussgrößen auf Territorialität und auf Paarungen von europäischen Prachtlibellenmännchen(Odonata: Zygoptera)

1 Einleitung

Die Fortpflanzung ist ein zentraler Mechanismus der Evolution (ALCOCK 1998). Fragen nach dem Fortpflanzungserfolg von Tieren können Auskunft über ihre Spielregeln geben. Sie stehen deshalb im Vordergrund dieser Untersuchung.

1.1 Optimierung der Fortpflanzung und sexuelle Selektion

Zwischen Männchen und Weibchen besteht hinsichtlich der Fortpflanzung ein Konflikt (THORNHILL & ALCOCK 1983). Da Weibchen meist nur eine begrenzte Zahl von Eiern zur Befruchtung produzieren, liegt ihre optimale Fortpflanzungsstrategie darin, sich mit einem Männchen zu paaren, dessen Gene einen möglichst großen Beitrag zu der Überlebensfähigkeit ihrer gemeinsamen Nachkommen liefern. Männchen produzieren mehrere Zehnerpotenzen mehr Samen als Weibchen Eier. Ihre optimale Fortpflanzungsstrategie heißt, sich mit so vielen Weibchen wie möglich zu paaren. Da die Anzahl der rezeptiven Weibchen aber begrenzt ist, konkurrieren die Männchen um die Weibchen (ALCOCK 1998). Aus diesem Wettbewerb resultiert ein Selektionsdruck, der als sexuelle Selektion bezeichnet wird. Sie bevorzugt diejenigen Männchen, denen es gelingt, sich am effektivsten fortzupflanzen, denn bei der Reproduktion entstehen Kosten (DARWIN 1871). Diese werden von einigen Biologen als Fortpflanzungsinvestition (*reproductive investment*) bezeichnet (HALLIDAY 1980).

Weibchen sind in der Regel selektiver in ihrer Partnerwahl als Männchen. Mehrere experimentelle Studien haben gezeigt, dass Weibchen ihren Paarungspartner häufig anhand der Qualität seines Territoriums oder Brutplatzes auswählen, weniger anhand von Eigenschaften (*traits*) des Männchens (JONES 1981; ALATALO et al. 1986).

Es gibt jedoch einige direkte Kosten der Kopulation, die mit dem Paarungspartner variieren können:

- Bei Arten, bei denen die Männchen größer sind oder die *sex-ratio* stark männchenlastig ist, können die weiblichen Partner verletzt oder getötet werden (LE BOEUF & MESNICK 1990).
- Kranke oder parasitierte Männchen werden selten dominant (FREELAND 1981). Weibchen könnten gesunde Männchen wählen, indem sie den Dominanten bevorzugten. Auf der anderen Seite können hohe Androgenlevel das Immunsystem

schwächen, d.h. dominante Männchen müssen zusätzlich dieses Immunokompetenz-Handicap tragen können (FOLSTAD & KARTER 1992).

• Setzt man voraus, dass Männchen keine unbegrenzte Anzahl an Spermien an einem Tag haben, so verringert sich mit jeder Paarung die Spermamenge und/ oder – qualität (PITNICK & MARKOW 1994).

Tiere investieren Zeit, Energie und Ressourcen für Paarungen. Der Gewinn dieser Investition wird in überlebenden Nachkommen gemessen und als Reproduktionserfolg bezeichnet. Diese persönliche Reproduktion (direkte Fitness) eines Individuums sowie die aus der Vermehrung nicht von ihm abstammender Verwandter (indirekte Fitness), also z.B. seiner Brüder und Schwestern, ergeben zusammen die Fitness dieses Individuums. Sein genetischer Beitrag zur nächsten Generation kann quantitativ als allumfassende Gesamtfitness (*inclusive fitness*) gemessen werden (ALCOCK 1998). Unterschiede in der Morphologie oder im Verhalten innerhalb einer Art beeinflussen verschiedene Komponenten der Fitness eines Individuums (THOMPSON 2002).

Von entscheidender Bedeutung ist der individuelle Reproduktionserfolg. Sogar in einer Population aus phänotypisch gleichen Individuen kommt es durch Variationen im Lebensraum (CLUTTON-BROCK 1983) oder Chancen-Ungleichheit beim Zugang zu Paarungen (SUTHERLAND 1985; HUBBELL & JOHNSON 1987) zu Varianzen im Fortpflanzungserfolg. Diese sind bei monogamen Arten für beide Geschlechter ähnlich. Bei promiskuitiven oder polygynen Arten sind diese Variationen jedoch zwischen den Männchen erheblich größer als zwischen den Weibchen (CLUTTON-BROCK 1988). Hier kommt es durch die sexuelle Selektion bei Männchen zu einer schnellen Evolution von Merkmalen, die die Chance zur Paarung und den Paarungserfolg vergrößern (HALLIDAY 1980). Nach der Hypothese der parasitenvermittelten sexuellen Selektion von HAMILTON & ZUK (1982) wird die Evolution sekundärer Geschlechtsmerkmale der Männchen durch die Weibchen angetrieben. Weibchen wählen z.B. Männchen mit glänzendem Gefieder, da diese entweder nicht unter Parasiten leiden oder mit diesen fertig werden können und daher “gute“ Gene tragen.

Sexuelle Selektion existiert aber nicht nur auf der „Körperebene“ mit ihren Anpassungen in der Morphologie und im Verhalten. In den letzten Jahren finden sich immer mehr Evidenzen für eine sexuelle Selektion, die auch auf der

Gametenebene, also nach der Kopulation, stattfindet. Hier stehen Männchen untereinander in direkter Spermienkonkurrenz (*sperm competition*, PARKER 1970), und Weibchen können bestimmte Spermien zur Befruchtung ihrer Eier bevorzugen (*cryptic female choice,* EBERHARD 1996).

1.2 Cryptic female choice und Spermienkonkurrenz

Cryptic female choice ist auch bei Libellen immer wieder in Betracht gezogen worden (EBERHARD 1996). Bis heute steht jedoch der Nachweis aus. Hingegen ist der Samenersatz, also das Ausräumen des bereits vorhandenen Samens im Weibchen durch die männlichen Genitalstrukturen bei einer erneuten Paarung, bei Libellen seit längerem bekannt (*sperm removal*, WAAGE 1984). Da dieses Samenausräumen sehr effektiv ist – bei Prachtlibellen werden bis zu 98% des Vorgängerspermas entfernt (LINDEBOOM 1996) – sichert sich das Männchen seine Vaterschaft. Voraussetzung ist jedoch, dass das Weibchen mit seinem Samen zur Eiablage ohne weitere Paarung übergeht, denn die Eier werden erst direkt bei der Oviposition befruchtet. Bei vielen Libellenarten bewachen daher die Männchen die Weibchen bei der Eiablage (CORBET 1999).

Neben diesem Samenausräumen mit Hilfe von der weiblichen Anatomie angepassten männlichen Genitalstrukturen beschreibt CÓRDOBA-AGUILAR (1999) einen neuen Mechanismus, mit dem es Männchen von *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* gelingen soll, Samen von fremden Männchen aus dem Weibchen zu entfernen. Während der Kopulation stimulieren Männchen mit Hilfe einer Genitalstruktur, dem Aedeagus, kutikuläre Platten im weiblichen Genitaltrakt, die mechanorezeptive Sensillen tragen. Diese Stimulation resultiert in einem Ausstoß von Samen von vorhergehenden Paarungen aus den weiblichen Samenspeicherorganen, den Spermatheken. Der Autor postuliert daher, dass Männchen in neuerer Zeit eine seit langem bestehende, also eine evolutiv alte, weibliche Struktur nutzen können, um Sperma zu entfernen, das sie durch ihre eigenen morhpologischen Strukturen nicht erreichen könnten.

1.3 Sexuelle Selektion und Territorialität

Territorialität wird bei vielen Tiergruppen beobachtet (ALCOCK 1998). NOBLE (1939) beschrieb als erster ein Territorium als ein Gebiet, das gegen Artgenossen verteidigt wird. Seither ist diese Definition immer mehr erweitert und umgewandelt worden (CORBET 1999).

Der Besitz eines Reviers, das geeignete Ressourcen aufweist, bringt Vorteile für den Fortpflanzungserfolg. ALCOCK (1998) verweist in diesem Zusammenhang auf die Revierverteidigung von Singvögeln. Diese sammeln in ihrem Brutrevier einen Großteil der Nahrung für die Jungenaufzucht. Wenn nahrungsreiche Territorien knapp sind, kommen nicht-territoriale Artgenossen in diesem Gebiet nicht zum Brüten. Spatzen versuchen sich z.B. daher in Territorien einzuschleichen und beim Verschwinden des Revierinhabers das Territorium für sich zu beanspruchen. Diese sogenannten etablierten „*floaters*“ haben gegenüber Artgenossen, die aus der weiteren Umgebung in das frei gewordene Territorium kommen, viel bessere Chancen, das Gebiet zu besetzen (SMITH 1978). Territorialität kann in der Selektion nur bestehen, wenn die Fitness eines Individuums durch diese Territorialität vergrößert wird. Dies ist der Fall, wenn der verbesserte Zugang zu Ressourcen die Kosten wettmacht, die das Territorialverhalten bezüglich der Zeit, der Energie und der Verletzungsgefahr mit sich bringt (CORBET 1999).

1.4 Sexuelle Selektion und Größe

Die Körpergröße eines Individuums wirkt sich sowohl auf seine Kampffähigkeit als auch auf seine Partnerwahl aus (ALCOCK 1998). Viele Studien haben gezeigt, dass insbesondere die Körpergröße Einfluss auf den Erfolg, ein Revier zu halten, nimmt (NEAT et al. 1998 b). Beispiele dafür gibt es im gesamten Tierreich, z.B. bei Insekten (O’NEILL 1983), Pseudoskorpionen (ZEH et al. 1997), Krebstieren (PAVEY & FIELDER 1996), Fischen (KOOPS & GRANT 1993) und Huftieren (BARRETTE & VANDAL 1990). Da territoriale Männchen meist einen größeren Fortpflanzungserfolg als nicht-territoriale Artgenossen haben, besteht ein Selektionsdruck in Richtung zunehmender Körpergröße. Die Körpergröße kann sich auch auf andere Eigenschaften als auf die Kampffähigkeit eines Männchens auswirken. So gelang es FORREST (1980) zu zeigen, dass größere Männchen einer Maulwurfsgrillenart (*Scapteriscus acletus*) lautere Rufe (+ 5 db) produzieren und damit zehnmal mehr Weibchen anlocken können als leisere Sänger. Die Weibchen

wählen also die lauteren Sänger als Paarungspartner, so dass auch hier die Selektion zu steigender Körpergröße hin wirkt. Auf der anderen Seite wurden z.B. bei Raben keine physischen Unterschiede zwischen territorialen und nicht-territorialen Männchen gefunden (SHUTLER & WEATHERHEAD 1991), und auch bei Seeelefanten können kleine territoriale Männchen häufig größere Rivalen vertreiben (HALEY 1994).

Größere Individuen haben also nicht immer Vorteile. So braucht ein größeres Tier z.B. meist mehr Zeit zur Entwicklung und ist länger immatur. Dabei steigt aber auch das Risiko, z.B. der Prädation zum Opfer zu fallen, bevor es überhaupt zur Fortpflanzung gekommen ist (THORNHILL & ALCOCK 1983). Um eine große Körpergröße zu erreichen, ist mehr Energie notwendig. In diesem Zusammenhang beschäftigen sich in jüngerer Zeit immer mehr Forscher mit dem Einfluss der Mütter auf ihre Nachkommen, was „maternale Effekte" genannt wird (ROLFF 1999). So liefert die Mutter bei vielen Insektenarten das Material, das die Größe ihrer Nachkommen festlegt. Bestimmt die Eigröße die larvale Konkurrenzfähigkeit, werden die Kosten für großen, erfolgreichen Nachwuchs alleine von der Mutter getragen (THORNHILL & ALCOCK 1983).

1.5 Fortpflanzungssysteme bei Libellen

Die Fortpflanzungssysteme von Libellen sind in der Vergangenheit anhand von verschiedenen Kriterien klassifiziert worden. Während CORBET bereits 1962 Libellen nach der Kopulationsdauer einteilte, zog WAAGE (1984) die Art und Weise, wie sich die beiden Geschlechter begegnen, heran. CAMPANELLA (1975) versuchte eine Klassifizierung nach dem Grad der Territorialität. Hingegen publizierten BUSKIRK & SHERMAN (1985) eine Einteilung anhand der räumlichen Verteilung von geeigneten Eiablageplätzen und Weibchen, resultierend aus den Ansprüchen der Larven, zeitgleich mit POETHKE & KAISER (1985), die wiederum die temporäre Weibchenverfügbarkeit heranzogen. Für ROWE (1988) war das entscheidende Kriterium das Eiablageverhalten von Weibchen. Schließlich teilten CONRAD & PRITCHARD (1992) die Fortpflanzungssysteme von Libellen nicht nach einzelnen Verhaltensweisen ein, sondern sie veröffentlichten eine ökologische Klassifizierung. Dabei separierten sie in zwei große Gruppen, in Ressourcenbasierende und nicht-Ressourcenbasierende Systeme, die sie wiederum in 5 Klassen unterteilten (Abb.1.1).

Jedoch können nicht alle Arten eines so großen Taxons wie dem der Odonaten exakt in eine der fünf Klassen eingeordnet werden (CORBET 1999). Der Autor betont auch, dass die ausgewählten Kriterien zur Charakterisierung des Fortpflanzungssystems sich auf das Verhalten unter gewöhnlichen, gut zu beobachtenden Bedingungen bezieht. Veränderungen im Verhalten z.B. auf Grund von ungewöhnlichen Habitateigenschaften oder besonders hoher Männchendichte können nicht berücksichtigt werden. CORBET schlug daher 1999 eine etwas abgewandelte Klassifizierung vor, bei der die Spermienkonkurrenz durch die Männchen mehr Gewicht erhält.

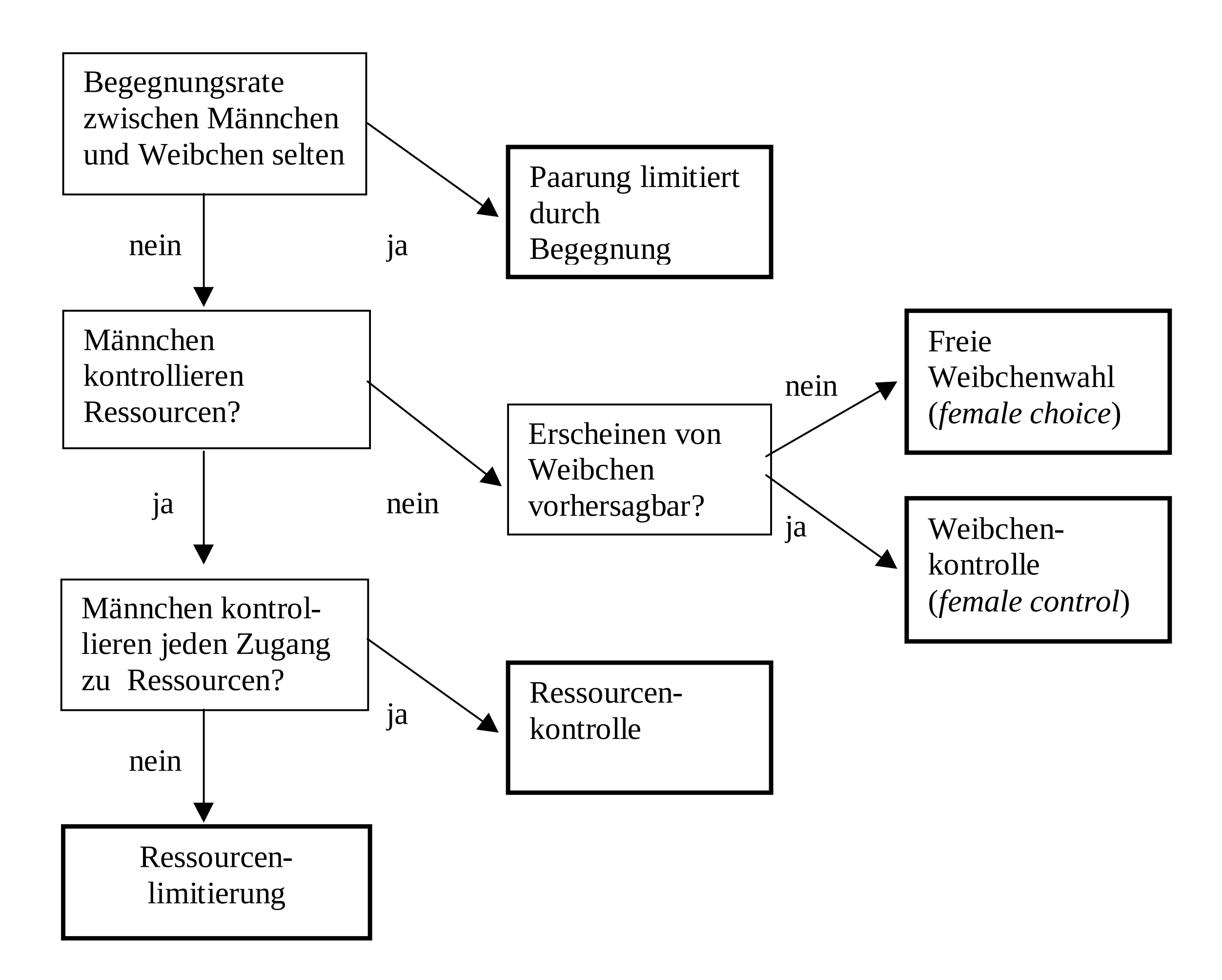


Abb.1.1: Fließdiagramm der fünf Typen (in dick umrandeten Kästchen) der Fortpflanzungssysteme von Libellen (nach CONRAD & PRITCHARD (1992)). Ressourcen sind Eiablagesubstrate. Prachtlibellenmännchen kontrollieren die Eiablagesubstrate und verteidigen sie, so dass hier die Territorialität beinhaltet ist.

So entstehen nach CORBET (1999) sechs Klassen, in die die Fortpflanzungssysteme von Libellen eingeteilt werden können:

System 1: Migration über längere Strecken (*long-range migration*)

Männchen paaren sich mit frisch geschlüpften Weibchen, die dann längere Flüge unternehmen, um einen Eiablageplatz zu finden. Nur ganz selten ist das Schlupfgewässer auch das Eiablagegewässer. Als einzig bekanntes Beispiel wird *Ischnura aurora* angeführt.

System 2: Verzögerte Eiablage (*postponed oviposition*)

Die Geschlechter begegnen sich am Eiablageplatz. Das Paar verlässt meist das Gewässer zur Paarung, und das Weibchen kehrt allein zur Eiablage zurück. Dieses System findet sich z.B. bei Aeshniden, Gomphiden und Cordulegastriden.

System 3: Begegnung im Hinterland (*hinterland rendezvous*)

Männchen und Weibchen treffen entfernt vom Fortpflanzungsgewässer aufeinander, das Männchen begleitet das Weibchen im Tandem zur Eiablage ans Gewässer. Entweder findet die Paarung statt, bevor das Paar den Eiablageplatz erreicht (z.B. *Argia vivida*, *Enallagma hageni*) oder am Eiablageort (z.B. *Sympetrum depressiusculum*).

System 4: Nicht-territorial, Begegnung am Eiablageplatz (*non-territorial, oviposition site rendezvous*)

Diese Art des Fortpflanzungssystems findet sich bei den meisten nicht-territorialen Zygopterenarten.

System 5: Lange Paarungsdauer (*long copulation*)

Territorialität der Männchen am Eiablageplatz, beim Eintreffen der Weibchen Kopulationen von meist mehr als 20 Sekunden Länge mit Samenersatz. Das Männchen bewacht seine Paarungspartnerin ohne körperlichen Kontakt (*non-contact guarding*) und geht sofort nach der Kopula wieder zum Territorialverhalten über, bereit, sich erneut zu paaren. Dieses System ist ein Beispiel für Polygynie mit Ressourcenverteidigung (EMLEN & ORING 1977) und wird z.B. von Calopterygiden praktiziert.

System 6: Kurze Paarungsdauer (*short copulation*)

Sehr kurze Paarungsdauer von weniger als 20 Sekunden, meist im Flug, der eigene Samen wird nur eingefüllt (*sperm packing*). Nach dem Prinzip "*last in - first out*" wird ein Großteil der Eier durch das Sperma des Männchens, das das Weibchen bei der Eiablage bewacht, befruchtet. Als Beispiel nennt CORBET (1999) Libelluliden.

Es ist möglich, das eine Libellenart mehr als nur einem Fortpflanzungssystem folgt. CORBET (1999) beschreibt, dass Männchen der Kleinlibellenart *Enallagma hageni* entweder nach Weibchen suchen (System 3) oder diese am Eiablageplatz erwarten (System 4). Gibt es sowohl territoriale als auch nicht-territoriale Männchen innerhalb einer Population, so haben diejenigen Männchen, die Territorialverhalten zeigen, einen größeren Fortpflanzungserfolg, wie PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) an *Calopteryx splendens xanthostoma* zeigten. Zwischen den verschiedenen Libellenarten tritt dieser Unterschied nicht zu Tage: So ist die Variation im männlichen Fortpflanzungserfolg von Libellenarten, bei denen Männchen Territorien verteidigen, nicht größer als bei nicht-territorialen Arten (CLUTTON-BROCK 1988). Zu diesem Ergebnis kommen Untersuchungen an der territorialen Großlibellenart *Erythemis simplicicollis* (McVEY 1988) und an den nicht-territorialen Kleinlibellenarten *Enallagma hageni* (FINCKE 1988) und *Coenagrion puella* (BANKS & THOMPSON 1985).

1.6 Fortpflanzungssysteme bei Prachtlibellen

Nach der Klassifikation der Fortpflanzungssysteme von CORBET (1999) gehören Prachtlibellen in das System 5. Verschiedene Autoren bezeichnen es auch als „Promiskuität mit Verteidigung von Ressourcen durch die Männchen“ (EMLEN & ORING 1977; MEEK & HERMAN 1991; LINDEBOOM 1996). Promiskuität bedeutet, dass sowohl Männchen als auch Weibchen mit verschiedenen Paarungspartnern kopulieren. Männchen sind territorial und verteidigen ihr Revier gegen Rivalen. Die wichtige Ressource „Eiablageplatz“ befindet sich im Territorium. Weibchen kommen zur Paarung und Eiablage dorthin. Männchen balzen im Flug um die Weibchen. Dabei schlagen sie ihre Flügel mit geringerer Amplitude und höherer Frequenz (RÜPPELL 1985, 1989). Diese aerodynamischen Parameter des Balzverhaltens der Männchen verschiedener Prachtlibellenarten unterscheiden sich, so dass es als intra– und interspezifisches Kommunikationssystem betrachtet werden kann (ANDERS & RÜPPELL 1997). Bei der Kopulation entfernen die Männchen mit ihrem sekundären Kopulationsorgan einen Großteil des Samens, der sich im Weibchen von vorhergegangenen Kopulationen befinden kann (WAAGE 1979 a, LINDEBOOM 1996). Die Paarung dauert nur wenige Minuten und die Paarungspartnerin wird von

dem Männchen bei der Eiablage ohne direkten körperlichen Kontakt bewacht. So ist es dem Männchen möglich, sein Revier weiterhin gegen Rivalen zu verteidigen und sich auch mit einem neuen Weibchen zu paaren. Dieses Fortpflanzungsverhalten ist in normalen Idividuendichten zu beobachten. Steigt die Dichte, kann das Territorialsystem zusammenbrechen. Männchen sind dann meist nicht mehr territorial und versuchen mit alternativen Paarungstaktiken Kopulationen zu erzielen (HILFERT & RÜPPELL 1997; CORDERO 1999).

1.7 Ziele der Arbeit

Paarungserfolg bei Prachtlibellen

Das zentrale Anliegen dieser Untersuchung war, herauszufinden, ob und in welchem Maße der Paarungserfolg der Männchen von *Calopteryx splendens splendens* und *Calopteryx haemorrhoidalis* durch morphologische Unterschiede bzw. durch Unterschiede im Verhalten beeinflusst wird.

Wie tragen Einflussgrößen des Fortpflanzungsverhaltens zu dessen Variabilität und zu seiner Optimierung bei? Bei der Untersuchung standen Territorial- und Kopulationsverhalten sowie morphologische Parameter von Männchen zweier Prachtlibellenarten im Vordergrund. Neben Männchen von *C. splendens splendens* in Deutschland und *C. splendens splendens* in Südfrankreich wurden Untersuchungen an *C. haemorrhoidalis* in Südfrankreich durchgeführt. Damit konnten einerseits geographische Variationen im Verhalten derselben Art festgestellt werden, andererseits war es aber auch möglich, Vergleiche zwischen einer nördlich und einer südlich verbreiteten Art vorzunehmen.

In den fünf Kapiteln dieser Arbeit sollen folgende Fragen beantwortet werden:

1. Bestehen Unterschiede zwischen den drei Gruppen in den morphologischen Parametern Kopfbreite, Hinterflügel- und Abdomenlänge sowie beim Fettgehalt und der Flugmuskelmasse? Wie groß sind die Schwankungsbreiten innerhalb der Gruppen?

Die Beantwortung dieser Fragen soll Basisdaten zur Antwort auf die nachfolgenden Fragen liefern:

2. Was macht den Ressourcenwert eines Reviers aus und wie wirkt sich dieser auf die Territoriumstreue von Männchen aus? Unterscheiden sich die drei Männchengruppen hinsichtlich ihrer Zeitbudgets im Territorium?

3. Welche Faktoren beeinflussen den Paarungserfolg der Prachtlibellenmännchen?

4. Gibt es alternatives Fortpflanzungsverhalten bei den drei untersuchten Prachtlibellenpopulationen und wie ist dessen Variation?

5. Welche Faktoren nehmen Einfluss auf die Länge und den Ausgang von territorialen Auseinandersetzungen?

Da es viele Einflussgrößen auf die Fortpflanzung der Prachtlibellen gibt und diese oft komplex sind, soll das Gesamtbild schrittweise vervollständigt werden. Eine Übersicht über die untersuchten Faktoren bezüglich der Optimierung der Fortpflanzung der betrachteten Prachtlibellenarten gibt die folgende Schemazeichnung (Abb.1.2).

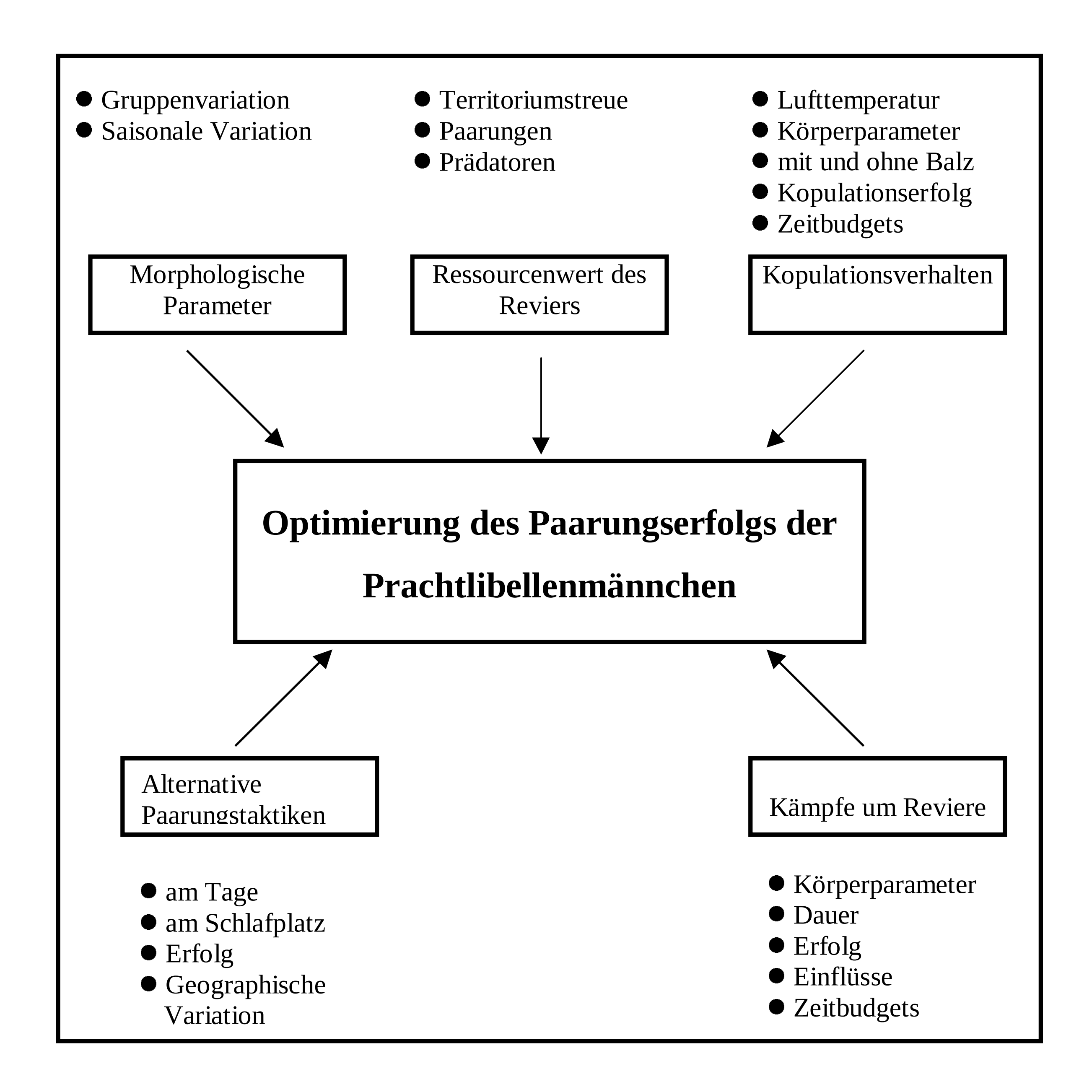


Abb.1.2: Morphologische Parameter und Parameterkomplexe (in Kästchen, die auch den Kapiteln der vorliegenden Arbeit entsprechen), die zur Optimierung des Fortpflanzungsverhalten bei Männchen von *Calopteryx splendens splendens* und *Calopteryx haemorrhoidalis* beitragen. Dabei sind die einzelnen untersuchten Einflüsse über bzw. unter den Kästchen aufgeführt.

2 Material und Methode

2.1 Untersuchte Prachtlibellenarten und Untersuchungsgebiete

Das Verbreitungsgebiet der Gebänderten Prachtlibelle, *Calopteryx splendens splendens*, im Folgenden der Einfachheit halber *Calopteryx splendens* genannt, erstreckt sich im Norden bis Mittelschweden, im Süden reicht es bis zum Mittelmeer in Südfrankreich und Mittelitalien (AGUILAR & DOMMANGET 1998, LEHMANN & NÜSS 1998, Abb.2.1).

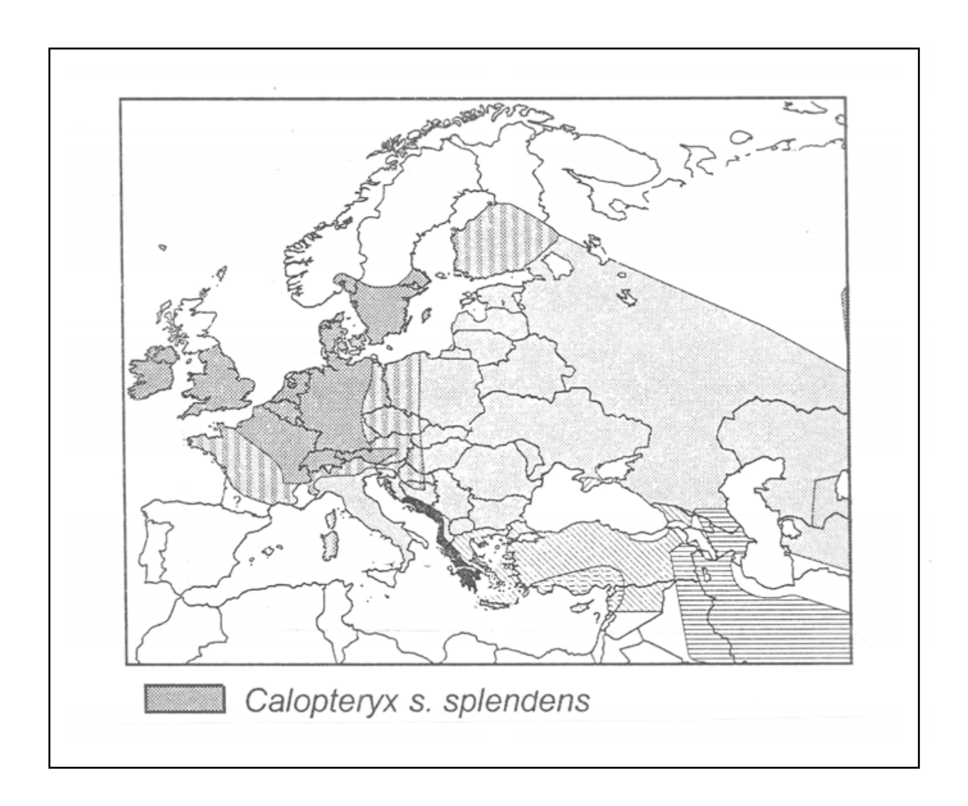


Abb.2.1: Verbreitungsgebiet von *Calopteryx splendens* (aus AGUILAR & DOMMANGET 1998).

Die Untersuchungen wurden an dem Mittelgebirgsfluss Oker in Norddeutschland nord-nordwestlich von Braunschweig (52°26'N; 10°23'E) durchgeführt Abb. (2.2. Der Fluss entspringt in einer Höhe von etwa 600 m NN im Mittelgebirge Harz und durchfließt das Braunschweiger Hügelland in Mäandern über eine Länge von 80 km und mündet in die Aller. An der Untersuchungsstelle bei Volkse konnte eine Flussbreite von 14 - 17,8 m und eine Tiefe von 0,7 - 1,50 m in der Hauptfliessrinne verzeichnet werden. Die Fließgeschwindigkeit an der Wasseroberfläche variierte von 0,45 - 0,6 ms $^{-1}$.

An beiden Uferbänken wuchsen einzelne Weiden (S*alix spec*.), Pappeln (*Populus spec*.) und Erlen (*Alnus spec.*). Die Ufer waren von *Glyceria maxima, Sparganium emersum* und hauptsächlich *Phalaris arundunacea* bewachsen. Im Wasserkörper tauchte *Nuphar lutea* ab Mitte Juni auf, ab Mitte Juli entwickelten sich *Ceratophyllum demersum* sowie *Sagittaria sagittifolia* und flutende Blätter der Ufervegetation.

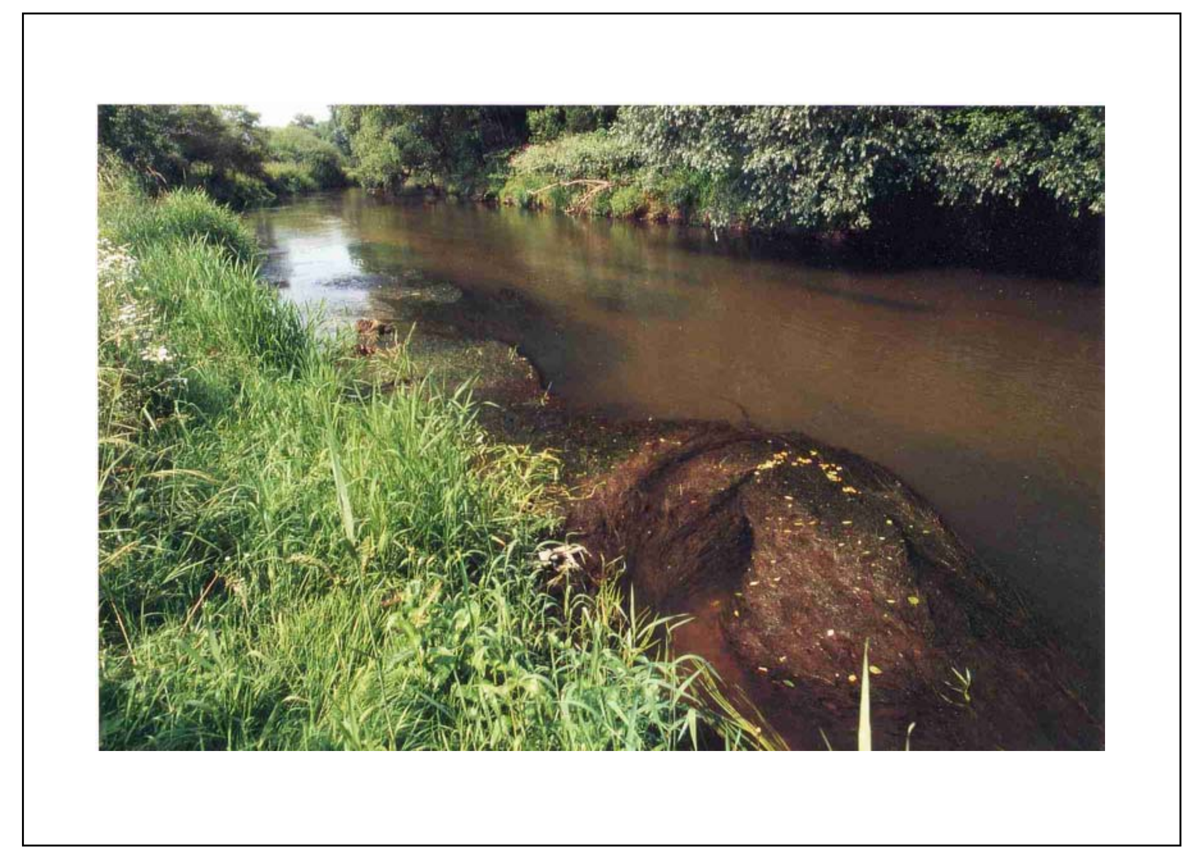


Abb.2.2: Der Untersuchungsabschnitt an der Oker bei Volkse.

Die Untersuchungen an *C. splendens* an der Oker wurden 1996 und 1997 durchgeführt (Tab.2.1). 1997 schlüpfte *C. splendens* erst in größeren Anzahlen in der zweiten und dritten Juniwoche und auf Grund der kühlen klimatischen Bedingungen nach einer Pause erst wieder im späten Juli bis Mitte September. Im Mittel beträgt die Lufttemperatur des wärmsten Monats in Deutschland, das sich in der nördlichen feucht-gemäßigten Klimazone befindet, unter 22°C. Die Jahresmitteltemperatur beträgt 8,0°C mit ausreichend Niederschlag in allen

Monaten. Im Jahresmittel werden nördlich von Braunschweig 654 mm Niederschlag gemessen (Abb.2.2).

Dagegen befindet sich Südfrankreich in der subtropischen Klimazone. Die mittlere Temperatur des wärmsten Monats liegt über 22°C, im Jahresmittel werden 14,5°C gemessen. Der Niederschlag, im Jahresmittel sind es 543 mm, fällt sehr ungleichmäßig verteilt, insbesondere in den Wintermonaten, während der Sommer durch arides Klima gekennzeichnet ist (Abb.2.3).

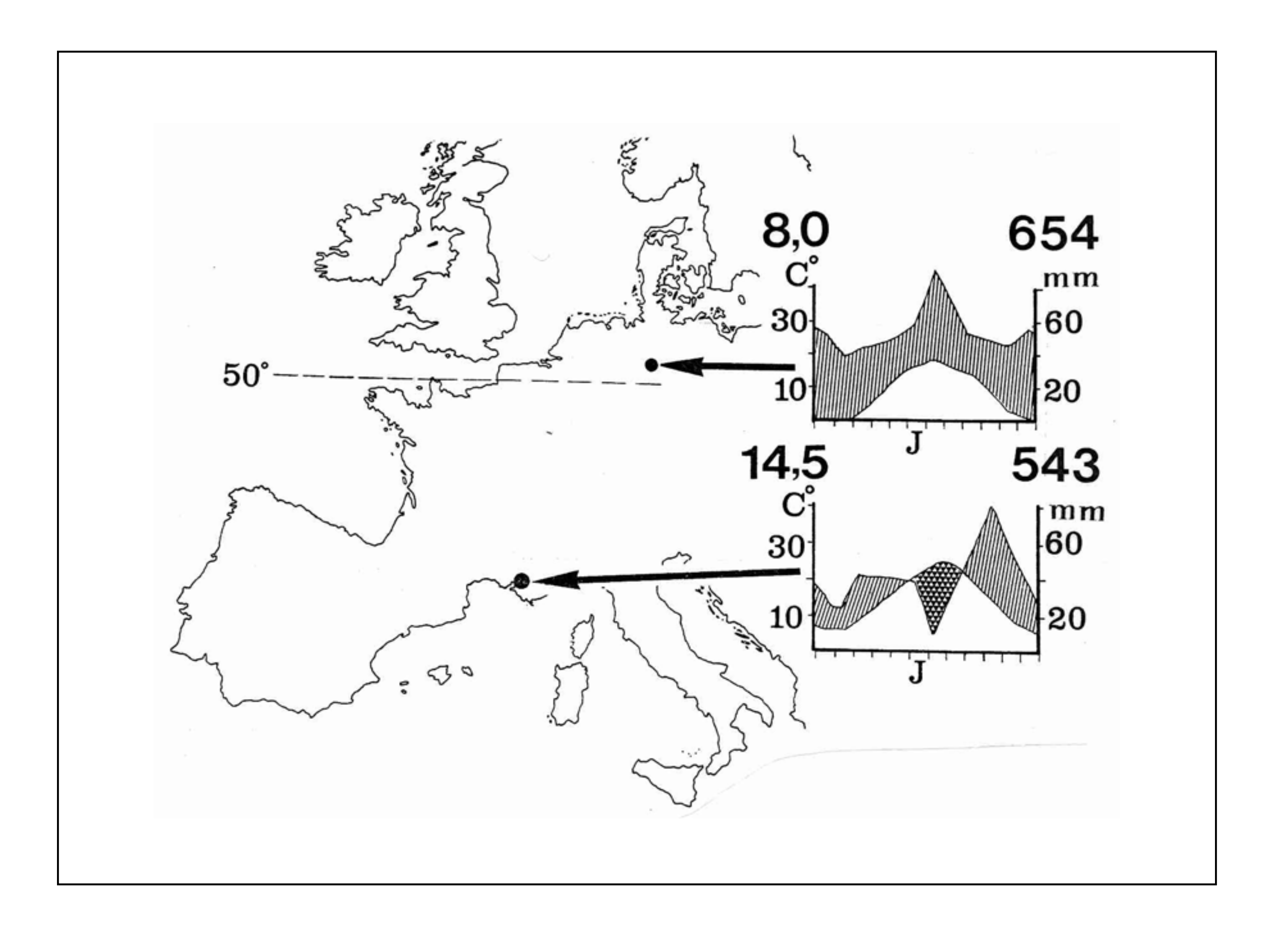


Abb.2.3: Untersuchungsgebiete und Klimadiagramme. Die Klimadiagramme zeigen die mittlere Lufttemperatur in °C (linke Ordinate) sowie die mittlere Niederschlagsmenge in mm (rechte Ordinate) im Jahresverlauf (Abszisse) (J= Monat Juni). Jahresmittelwerte über den Achsen. Die schraffierten Flächen kennzeichnen die humiden Monate, d.h. Monate in denen die Niederschlagsmenge größer als die Verdunstung ist. Die mit Dreiecken ausgefüllten Flächen zeigen die ariden Monate an, d.h. hier übertrifft die Verdunstung die Niederschlagsmenge.

C. splendens wurde in Südfrankreich an einem Kanal, La Chapelette, am westlichen Ortsrand von St. Martin de Crau untersucht (43 33'N, 40 51'E). Die Hauptfließrinne war etwa 5 m breit, zwischen 80 cm - 1 m tief und wies an der Wasseroberfläche im Mittel eine Fließgeschwindigkeit von 0,8 bis 1 ms $^{-1}$ auf. Das steile Ufer war von wenigen Weiden (S*alix spec*.), Brombeeren (*Rubus spec.*) und *Phalaris arundunacea* bewachsen. Etwa 50% der Wasseroberfläche waren mit *Potamogeton natans* bedeckt.

Im Gegensatz zu der weit verbreiteten *C. splendens,* ist das Vorkommen der Braunen Prachtlibelle, *Calopteryx haemorrhoidalis,* auf den Süden beschränkt. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Spanien und Südeuropa bis nach Nordafrika (AGUILAR & DOMMANGET 1998, LEHMANN & NÜSS 1998, Abb.2.4).

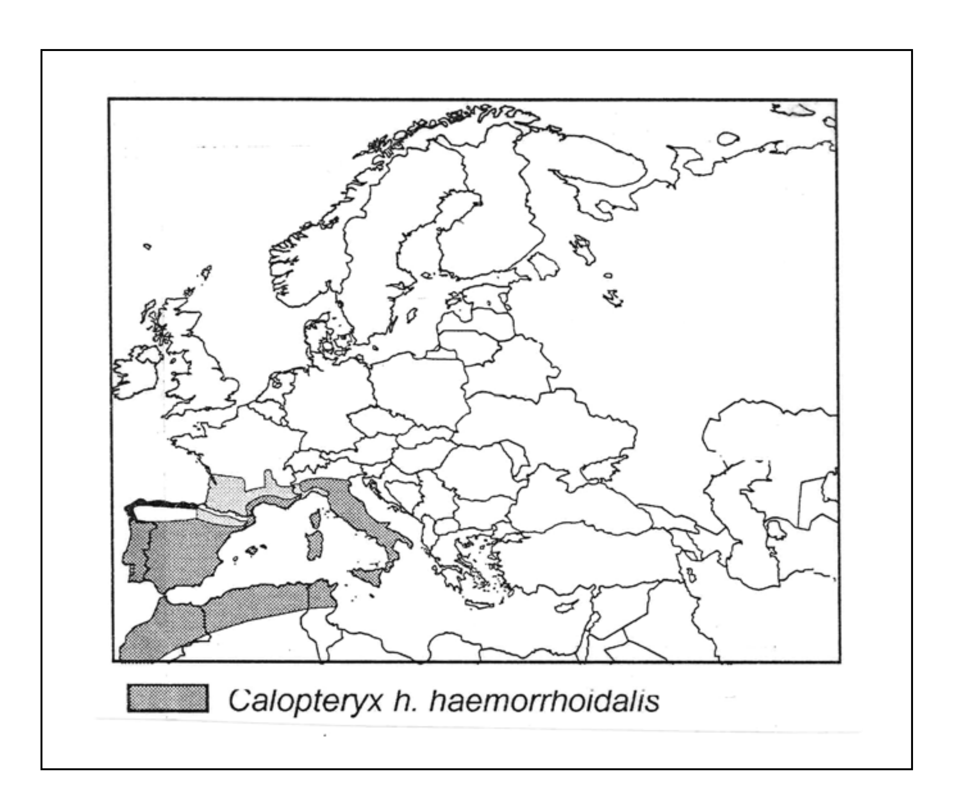


Abb.2.4: Verbreitungsgebiet von *Calopteryx haemorrhoidalis* (aus AGUILAR & DOMMANGET 1998).

Die Untersuchungen wurden an einem Bewässerungskanal, dem Canal de Vergière, im Folgenden C.d.V. genannt, durchgeführt (Abb. 2.5). Dieser Kanal verläuft von nordöstlicher in südwestlicher Richtung am Rande der Steinsteppe Crau in

Südfrankreich (43 33'N, 40 51'E). Der Kanal ist etwa 2 m breit und seine Tiefe variiert von wenigen Zentimetern bis 50 cm. Wegen einer rigorosen Pflegemaßnahme im Winter 1995 war in den Untersuchungsjahren 1996 und 1997 nur wenig Vegetation wie *Juncus articulatus, Mentha aquatica* and *Berula erecta* vorhanden.



Abb.2.5: Der Untersuchungsabschnitt am Canal de Vergière.

Bei 27 Männchen und 14 Weibchen von *C. haemorrhoidalis* wurden am Gaudre d'Aureille morphologische Körperparameter und die verschiedenen Phasen während der Kopula gemessen. Diese Population von *C. haemorrhoidalis* wurde im Mai 1996 aufgesucht, weil am C.d.V. zu dieser Zeit erst wenige Individuen dieser Prachtlibellenart geschlüpft waren. Der Gaudre d'Aureille, im Folgenden Gaudre genannt, befindet sich etwa 10 km nördlich vom C.d.V. und durchfließt das Hügelland von Ost nach West. Dieser schmale Bach ist nur 1 – 2 m breit und seine Ufer sind mit hohen Bäumen bewachsen, so dass die territorialen Männchen

Sonnenflecken am Gewässer als Reviere besetzen und mit diesen im Laufe des Tages mitwandern.

Alle Untersuchungen fanden zwischen 10:00 und 18:00 Uhr statt, d.h. in dem täglichen Zeitraum, in dem die Männchen der Prachtlibellen Territorialverhalten zeigen. Im folgenden wird der Bereich mit Eiablagesubstrat, den die Männchen besetzten und gegen Artgenossen verteidigten, Territorium oder Revier genannt. Außerdem fand an der Oker und an La Chapelette neben dem Territorialverhalten Schlafplatzverhalten statt, welches morgens und abends beobachtet wurde (frühester Flug 7:58 Uhr, spätester 21:50 Uhr).

Tab.2.1: Untersuchungsgebiete, -zeiträume, Anzahl an Untersuchungstagen, Methoden und untersuchte Prachtlibellenarten

Untersuchungs-gebiet	**Prachtlibellen-art**	**Untersuchungszeitraum** (Anzahl Untersuchungstage)		**Methoden**
		1996	1997	
Deutschland Oker	*Calopteryx splendens*	14.07.-20.08. (20)	04.06.-17.09. (31)	Freilandbeobachtungen Enclosure-Versuche Handpaarungen Fett-, Muskel- und Flügelanalyse
Frankreich C.d.V., Gaudre	*Calopteryx haemorrhoidalis*	28.05.-18.06. (21) 04.09.-20.09. (12)		Freilandbeobachtungen Enclosure-Versuche Handpaarungen
Frankreich La Chapelette	*Calopteryx splendens*	04.09.-20.09. (12)	12.05.-23.05. (10)	Freilandbeobachtungen Enclosure-Versuche Handpaarungen

2.2 Markieren und Messen

Prachtlibellen gehören wohl zu den am besten untersuchten Libellenarten. Die meisten von ihnen sind territorial, d.h., die Männchen kämpfen um Reviere, in denen Weibchen zur Kopulation und Eiablage erscheinen (MEEK & HERMAN 1991). Durch dieses Territorialverhalten sind Prachtlibellen sehr geeignete Untersuchungstiere: Die adulten Männchen sind relativ ortstreu, so dass markierte Tiere meist über einen längeren Zeitraum beobachtet werden können. Ausschließlich immature und adulte Männchen und Weibchen wurden mit fortlaufenden Zahlen auf den beiden Hinterflügeln mit einem Lackstift (EDDING

710) mit einer silberfarbenen, schnell trocknenden Flüssigkeit markiert (Abb.2.6). Diese Markierung war über die gesamte Lebenszeit der Libellen haltbar und noch aus etwa 15 m Entfernung mit dem Fernglas (ZEISS 10 X 50 und ZEISS 8 X 21) ablesbar. Insgesamt wurden 1996 und 1997 von *C. splendens* an der Oker 734 Männchen und 199 Weibchen, an La Chapelette 378 Männchen und 260 Weibchen, von *C. haemorrhoidalis* 1996 am C.d.V. 184 Männchen und 44 Weibchen sowie am Gaudre 27 Männchen und 14 Weibchen markiert. Es konnten jedoch nicht alle Tiere vermessen werden (s. unten), da manchmal das schnelle Markieren und Wiederfreilassen von Tieren nötig war, ohne sie dem länger dauernden Messen zu unterziehen. In einigen wenigen Fällen konnten diese Individuen später nicht mehr wiedergefangen werden, um sie zu vermessen. Die Anzahlen an vermessenen Tieren sind in Kapitel 3, Tab.3.1 abzulesen.

Neben dem Körpergewicht der lebenden Insekten mit einer Freilandwaage (SARTORIUS 0,1 mg), wurden die Kopfbreite sowie die Abdomen- und rechte Hinterflügellänge mit einer Schublehre gemessen (MITUTOYO I→ 0,01 mm) und Verletzungen, wie z.B. beschädigte Flügel oder Beinverluste, aufgenommen.



Abb.2.6: Markierte Tiere von *Calopteryx haemorrhoidalis*

Die Flügel von 72 *C. splendens* Männchen von der Oker wurden zusammen mit Millimeterpapier vergrößert kopiert und die Fläche des blauen Flügelflecks sowie die gesamte Flügelfläche mit einem geometrischen Analysecomputer (KONTRON) ausgemessen.

2.3 Freilandbeobachtungen

Alle 10 Minuten wurden folgende abiotische Faktoren aufgenommen: Die Lufttemperatur wurde einen Meter über dem Boden und einen Meter über dem Wasser in der Sonne mit einem Thermometer (GREISINGER) gemessen. Die Messung erfolgte nicht, wie allgemein üblich im Schatten, weil die Temperatur dort, wo die Libellen aktiv sind, für die Tiere von Bedeutung ist. In derselben Höhe wurde der Wind mit einem Anemometer (WINDY) gemessen. Die Bewölkung wurde in Prozent geschätzt. Diese aktuellen Wetterdaten sollten bei der Auswertung der Verhaltensdaten vergleichbare Tage, auch zwischen den unterschiedlichen geographischen Gebieten, kennzeichnen und auch Zusammenhänge zwischen Lufttemperatur und Verhalten aufzeigen.

2.3.1 Zeitbudgets

Die Flugaktivität der markierten Männchen in ausgewählten Versuchsterritorien wurde an 25 Tagen am C.d.V und an 41 Tagen an der Oker aufgenommen. Dabei wurden die Libellen 60 bis 300 Minuten aus einer Entfernung von 2-5 Metern, von mir ruhig am Ufer sitzend, ununterbrochen beobachtet und die Dauer folgender Flugbewegungen mit der Stoppuhr gemessen:

- Revierflug : Das territoriale Männchen fliegt die Grenzen seines Territoriums ab und landet auf einer Sitzwarte im Revier.
- Kampfflug: Zwei oder mehr Männchen verfolgen oder umkreisen sich fliegend, wobei die Kontrahenten versuchen, sich gegenseitig zu vertreiben oder von der Wasseroberfläche nach oben weg zu drücken. Dabei kommt es nur selten zu direktem körperlichen Kontakt.
- Balzflug: Kommt ein Weibchen in das Revier eines Männchens, fliegt dieses dem Weibchen entgegen oder verfolgt es und umfliegt den Eiablageplatz. Die ausgebreiteten Hinterflügel hält das Männchen

von *C. haemorrhoidalis* bei diesem Flug fast still, während die Vorderflügel schnell geschlagen werden (ANDERS & RÜPPELL 1997). *C. splendens* Männchen dagegen schlagen auch die Hinterflügel beim Balzflug gegenläufig.

Bei der Wasserbalz landet das Männchen mit ausgebreiteten und zitternden Flügeln auf dem Wasser, das Abdomen berührt die Wasseroberfläche und die Laterne (Signalfleck auf der Unterseite des Abdomenendes) wird präsentiert. Meist läßt sich das Männchen mit der Wasserströmung ein Stück mittreiben, bevor es wieder auffliegt.

Die Anzahl an Sitzwartenwechseln, das Erscheinen von Männchen im und das Verschwinden aus dem Territorium wurde protokolliert. Kopulationen, eingeteilt in Kopulationsphase I = Samenentfernen und Phase II = Sameneinfüllen, wurden ebenfalls zeitlich gestoppt und wenn möglich, die Zeit, die für 10 Pumpbewegungen in der ersten halben Minute der Kopula benötigt wurde, gestoppt. Paarungen, die die Männchen selbst erzielten, werden im Folgenden autonome Paarungen genannt im Gegensatz zu Handpaarungen, die durch mich manipuliert wurden (siehe 2.3.2).

Das Verfolgen oder Ergreifen von Weibchen durch Männchen und die Eiablagen über oder unter Wasser wurden notiert. Die Weibchen, die zur Unterwassereiablage gingen, tauchten bei *C. splendens* an der Oker sehr schnell ab (s. Beschreibung im Ergebnisteil Kap. 6), ohne längere Zeit auf der Wasserpflanze an der Wasseroberfläche zu verweilen, und ohne dort Eier zu legen. Daher war die Einteilung von Über- und Unterwassereiablagen deutlich trennbar. Manchmal setzte sich zu einem eierlegenden Weibchen ein oder mehrere Weibchen dazu und legten ebenfalls Eier. Dieses wird in der vorliegenden Arbeit als Aggregation bezeichnet, was im Einklang mit MARTENS (1996) steht, der Gruppenbildung bei der Eiablage Aggregation nennt, ohne eine Mindestgruppengröße festzulegen.

Dadurch, dass alle beobachteten Männchen markiert und fast alle vermessen waren, sollte durch das Aufnehmen ihrer Zeitbudgets und ihrer Paarungstaktiken ein eventuell bestehender Zusammenhang zwischen Körpermaßen, Gewicht und Aktivität aufgedeckt werden. Weiterhin sollte der Einfluss von Prädatoren auf das Zeitbudget und das Verhalten im Territorium untersucht werden können. In diesem

Zusammenhang wird in der vorliegenden Arbeit der Begriff der Territoriumstreue benutzt. Er bezeichnet nicht das Besetzen des gleichen Reviers von einem Männchen über mehrere Tage, sondern hier das kurzfristige Verbleiben in einem Territorium nach einem bedeutenden Ereignis wie einer Kopulation oder einem Angriff eines Prädators.

2.3.2 Kämpfe und Handpaarung

Kämpfe zwischen Männchen um das Revier waren von besonderem Interesse. Knapp 200 Kämpfe von *C. splendens* wurden beobachtet ohne einzugreifen, die Flugdauern der einzelnen Kontrahenten gemessen und der Gewinner am Ende notiert. Als Gewinner wurde das Tier gewertet, welches in dem Territorium blieb und dort Territorialverhalten, also Revier-, Kampf- und Balzflüge, zeigte. Der Verlierer verließ meist das Gebiet.

50 Kämpfe von *C. splendens* an der Oker und *C. haemorrhoidalis* am C.d.V. wurden so lange beobachtet, bis sicher gestellt war, welches Männchen der Überlegene war. Dieses saß häufiger in der Reviermitte, forderte den Rivalen häufiger zum Kampf auf und flog öfter das Revier ab. Dann wurde das unterlegene Männchen vorsichtig mit einem Kescher gefangen und sofort mit einem zuvor gefangenen Weibchen handgepaart. Diese Handpaarung erfolgte nach der Methode von OPPENHEIMER & WAAGE (1987). Dabei wird je ein Tier an den Flügeln vorsichtig in eine Hand genommen und die Analappendices des Männchens über die dorsale Seite des Weibchenthorax gestrichen, bis sie sich öffnen. Durch vorsichtiges Andrücken an den Hinterkopf des Weibchens greift das Männchen dann meist zu.

Das so entstandene Tandem fliegt häufig wenige Meter auf eine Sitzwarte oder bleibt direkt auf der Hand sitzen. Die Kopula erfolgt daraufhin in der gleichen Weise wie bei einer unmanipulierten Paarung. Flog das Männchen nach erfolgreicher Paarung wieder in das Revier zurück und kämpfte mit dem gleichen Männchen wie vor der Kopula, wurde der Kampf beobachtet, bis wieder eindeutig entschieden werden konnte, welches Männchen den Kampf gewonnen hatte. Die Kämpfe vor der Paarung mussten insgesamt mindestens 30 Minuten dauern, um in die nachfolgende Auswertung aufgenommen zu werden.

Mit diesem Versuch sollte herausgefunden werden, wie eine Paarung das Kampfverhalten der Männchen beeinflusst. Außerdem erfolgte bei 80 *C. splendens* Männchen eine Fettanalyse und bei 72 Männchen eine Muskelmassenanalyse, um deren Einfluss auf Paarungen und Kämpfe zu prüfen.

2.4 Enclosure – Experimente im Freiland

Um den Einfluss von Paarungen auf die Aktivität und Bereitschaft zur erneuten Kopula bei Männchen zu untersuchen, wurden an Schönwettertagen insgesamt bei *C. splendens* von der Oker 20 und von La Chapelette 16, bei *C. haemorrhoidalis* am C.d.V. 6 Enclosureversuche durchgeführt. Je Versuch wurden 10 adulte, markierte Männchen in einen Enclosure gesetzt. Jedes Individuum wurde nur einmal für einen Versuch verwendet. Die Enclosure bestanden aus Moskitonetzen von 2,50 m Höhe und am Boden mit einer Grundfläche von 2 x 2m. Zur Spitze hin verjüngten sich die Netze auf ca. 80 cm Durchmesser. Die Enclosure wurden über fließendem Wasser mit natürlicher Vegetation erst direkt vor dem Versuch aufgebaut. Zum Vergleich liefen immer zwei Ansätze parallel und wurden gleichzeitig beobachtet. Zu den 10 Männchen wurden 10 adulte und markierte Weibchen gleichzeitig aus einem Gazeeimer in das Zelt entlassen. Damit begann für eine Stunde sofort die Beobachtung, bei der folgende Verhaltensweisen gezählt wurden:

- Männchen oder Weibchen fliegt
- Männchen verfolgt Weibchen
- Männchen versucht Weibchen zu packen
- Balz
- Kopulation

Kopulationen unterteilten sich in Tandem- und Radbildung, wobei jeweils deren Dauer notiert wurde.

Nach dem Versuch wurden alle Libellen vorsichtig gefangen und die oben bereits erwähnten Körperparameter gemessen sowie das Körpergewicht aufgenommen. Dieses geschah erst nach den Versuchen, um die frisch gefangenen Tiere möglichst schnell in den Versuch einsetzen zu können. Männchen, die in den Versuchen

durch viele bzw. wenige Kopulationen aufgefallen waren, wurden eingefroren und später ihre Fettvorräte analysiert.

Um die Frage zu klären, ob das Geschlechterverhältnis einen Einfluss auf die Aktivität der Tiere im Enclosure hat, fanden mit *C. splendens* an der Oker- neben den oben beschriebenen Versuchen mit einem Geschlechterverhältnis von 1:1 - Versuche mit 10 Männchen zu 2 Weibchen (N=3) sowie mit 5 Männchen und 2 Weibchen (N=3) statt. Da bei diesen Versuchen adulte Männchen und Weibchen in bestimmten Anzahlen zusammengesetzt wurden, wird in diesem Zusammenhang vom Geschlechterverhältnis die Rede sein. Hingegen wird der Anteil an Männchen und Weibchen am Schlafplatz (s. Kap. 6, Abschnitt 6.4) als operationales Geschlechterverhältnis (*operational sex ratio*, OSR) bezeichnet, da diese Tiere sich von selbst am Schlafplatz einfanden und es dort zu Kopulationen kam. Nach CORBET (1999) ist das Verhältnis von sexuell aktiven Männchen zu geschlechtsreifen Weibchen zu jeder beliebigen Zeit das operationale Geschlechterverhältnis.

Um die Hypothese zu prüfen, dass die Motivation zur Paarung staubar ist, wurden *C. splendens* Männchen von der Oker und La Chapelette 3 Tage in einem großen Moskitonetzzelt mit den Seitenlängen 6m x 3m und einer Höhe von 2,5 m gehältert, ohne dass Weibchen für sie sichtbar waren. Dieser Enclosure stand über fließendem Wasser.

Die Nahrungsversorgung war durch das Einsetzen von Mücken gesichert. Nach der Hälterungszeit wurden die Versuche mit jeweils 10 Männchen und 10 frisch gefangenen Weibchen wie oben beschrieben in den kleineren Enclosure durchgeführt (Oker N=3, La Chapelette N=3). Als Nullprobe lief gleichzeitig ein Versuch mit 10 frisch gefangenen Männchen.

2.5 Laboranalyse: Extraktion von Körperfett und Flugmuskulatur

Die Körper von 80 Männchen wurden 48 Stunden bei 70 °C im Trockenschrank getrocknet und das Trockengewicht mit einer Waage (SARTORIUS 0,001 mg) bestimmt. Anschließend erfolgte eine Fettextraktion nach der Methode von MARDEN & WAAGE (1990). Als Lösungsmittel diente jedoch aus gesundheitlichen Gründen anstatt Chloroform Dichlormethan (CH_2 CL_2). Dieses polare Lösungsmittel bindet geladene Stoffe, also aus dem Libellenkörper das Fett,

an sich. Nur das Fett von Thorax und Abdomen wurde extrahiert, da die restlichen Körperteile keine Fettreserven enthalten, die kurzfristig verfügbar wären (MARDEN & WAAGE, 1990). Die Körperteile der einzelnen Individuen wurden jeweils in eine kleine Filterpapiertasche gegeben, die verschlossen und unterschiedlich markiert wurde. Die Extraktion lief für 8 Stunden in einem SOXLETH (Abb. 2.7) mit Dichlormethan. Dabei wird das Lösungsmittel in einem Wasserbad zum Sieden gebracht. Es verdampft und kondensiert an dem Kühler. Die Flüssigkeit tropft in das Filter mit den Libellenkörperteilen. Wenn der Pegel bis zum Überlauf angestiegen ist, wird der SOXLETH mit einem Mal entleert und so in den 8 Stunden der Laufzeit immer wieder durchspült. Der Fettgehalt jedes Individuums wurde aus der Differenz zwischen Trockengewicht vor und nach der Fettextraktion berechnet.

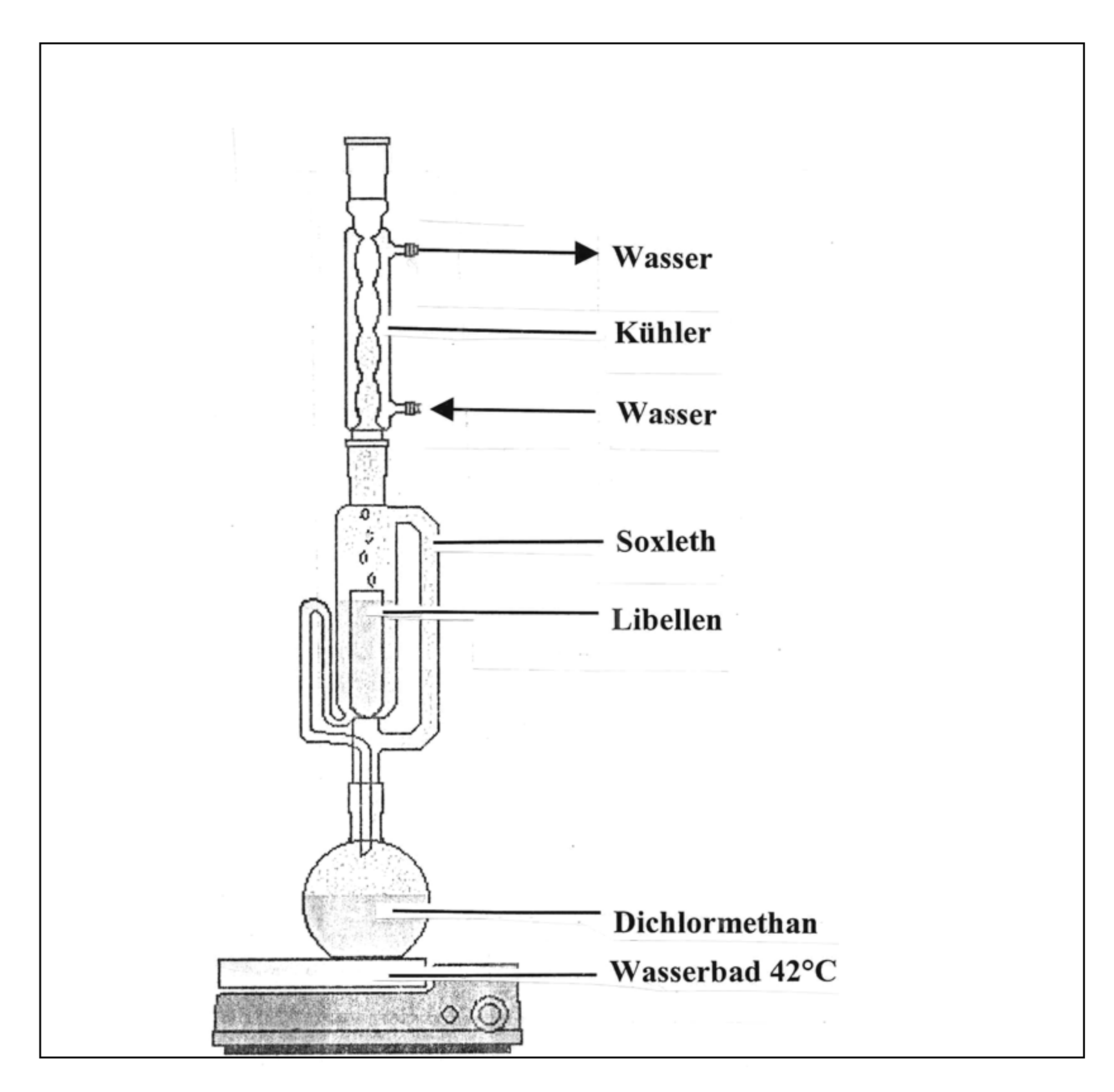


Abb.2.7: Versuchsaufbau zur Extraktion vom Körperfett aus *C. splendens* Männchen

Extraktion der Flugmuskulatur

Die wie oben beschrieben getrockneten Thoraxe von 72 *C. splendens* Männchen wurden 48 Stunden bei Raumtemperatur in 0,2 molarer NaOH gelagert. Dabei wurde sämtliches Muskelgewebe aufgelöst (MARDEN 1989). Nach der anschließenden 48-stündigen Trocknung bei 70 °C im Trockenschrank wurde aus der Differenz zwischen dem Trockengewicht (Waage SARTORIUS 0,001 mg) des Thorax vor und nach der Muskelextraktion das Gewicht der Flugmuskulatur berechnet.

2.6 Statistische Auswertung

Alle statistischen Auswertungen wurden mit dem Programm SPSS durchgeführt. Dabei half das Benutzerhandbuch SPSS für Windows (KÄHLER 1994). Es wurden sowohl parametrische als auch nichtparametrische Testverfahren angewendet. Als Grundlage diente das Statistikbuch von SOKAL & ROHLF (1995).

Die Daten wurden mit dem Kolmogororov-Smirnov-Test auf Normalverteilung geprüft.

Der statistische Zusammenhang zwischen zwei Merkmalen wurde mittels eines χ^2 – Tests geprüft. Mittelwertvergleiche zwischen zwei Gruppen wurden bei normalverteilten Daten mit einem T-Test, bei nicht- normalverteilten Daten mit einem U-Test angestellt. Mittelwerte sind immer mit Standardabweichung (Mittelwert ± SD) (SD= *standard deviation*) angegeben. Zum Vergleich der Mittelwerte zwischen drei Gruppen wurde eine einfaktorielle ANOVA herangezogen. War das Ergebnis, dass die Mittelwerte voneinander abweichen, signifikant, konnte mit dem Post-hoc-Test nach Tukey geprüft werden, welche Mittelwerte voneinander verschieden waren. Zum Vergleich der Mittelwerte von zwei Stichproben, die von zwei Faktoren abhingen, wurde eine zweifache Varianzanalyse (two-way ANOVA) angefertigt.

Mittels einer Korrelation wurde geprüft, ob es einen Zusammenhang zwischen zwei Parametern gab. Das Maß des Zusammenhangs konnte mit einer Regression beschrieben werden.

Sollte ein abhängiges Merkmal nicht nur durch den Einfluss von nominalskalierten Faktoren, sondern zusätzlich durch ein intervallskaliertes Merkmal, die sogenannte Kovariate, erklärt werden, wurde eine Kovarianzanalyse durchgeführt (ANCOVA).

Eine Zufallsverteilung der Kopulationen der Männchen im Enclosure wurde durch Berechnung der Poisson-Verteilung nach der Formel $p(x)=\frac{\mu^{x} \bullet e^{-\mu}}{x!}$ geprüft (Kap. 5.4.2).

3 Vergleich der Prachtlibellenarten in Bezug auf einige wichtige Körperparameter

3.1. Einleitung

Körpergröße

Bei der Betrachtung von Körperparametern zählt die Körpergröße zu den auffälligsten phänotypischen Eigenschaften eines Individuums. Bei vielen Insektenarten liefert die Mutter Material, die die Größe ihres Nachwuchses bestimmt. So werden in den Fällen, in denen die Eigröße die larvale Konkurrenzfähigkeit festlegt, die Kosten für großen, erfolgreichen Nachwuchs alleine von der Mutter getragen (THORNHILL & ALCOCK 1983).

Große Männchen sind bei vielen Tierarten kleineren im Kampf überlegen. Sie können im direkten Wettbewerb um die Weibchen häufig mehr Kopulationen erzielen, da sie physisch stärker als kleinere Männchen sind (ALCOCK 1998). So ist es ihnen möglich, Weibchen zu ergreifen und sie gegen Rivalen zu verteidigen. Außerdem können große Männchen häufig besser Weibchen z.B. durch lautere Balzrufe anlocken (ALCOCK 1998). Männchen, die groß sind, haben daher häufig einen größeren Paarungs- und Fortpflanzungserfolg als kleinere Artgenossen. Dieses Phänomen läßt sich auch für Weibchen beschreiben, denn gerade bei Insekten ist die Körpergröße mit der Eizahl positiv korreliert (FORREST 1987, HONEK 1993; THOMPSON 1990). Andererseits müssen große adulte Individuen aber auch weiterhin mehr Energie aufnehmen als kleine, um überleben zu können (THORNHILL & ALCOCK 1983), da mehr Energie aufgewendet werden muß, um den Metabolismus aufrecht erhalten zu können (PETERS 1983). Insbesondere fliegende Insekten müssen mit zunehmender Größe mehr Energie beim Fliegen aufwenden (THOMPSON 1989; ANHOLT 1997). Bei großen Körpern lässt die Wendigkeit in der Bewegung nach, was sich bei Arten, bei denen die Männchen aktiv nach Weibchen suchen und dabei im Wettbewerb untereinander stehen, nachteilig auswirken kann (STOKS 2000). Somit steht dem Vorteil groß und damit eventuell im Kampf (s. Kap. 7) überlegen zu sein oder mehr Paarungen (s. Kap. 5) zu erzielen, der Nachteil höherer Energiekosten gegenüber.

Die sexuelle Selektion hinsichtlich Männchen-Kämpfen hat die Evolution bei verschiedenen Tiergruppen in Richtung große Körpergröße gelenkt. Als Beispiel seien hier Fische (*Nannacara anomala*, Cichlidae; ENQUIST et al. 1990), Pseudoskorpione (*Cordylochernes scorpioides,* Pseudoscorpiones; ZEH et al. 1997) und Bienen (*Amegilla dawsoni*, Apidae; ALCOCK 1996) genannt. Bei Libellen sollte die Selektion bei solchen Arten große Männchen favorisieren, bei denen die Männchen Polygamie mit Recourcenverteidigung ausüben (FINCKE et al. 1997). Trotzdem wird ein Zusammenhang zwischen großer Größe und Erfolg territorialer Männchen im Kampf nicht deutlich. Als Gründe dafür führen die Autoren an, dass gerade die Größe sich negativ bei der Agilität bei Flugmanövern und dem Durchhaltevermögen bei langen Flügen auswirken kann. Tatsächlich fördert die sexuelle Selektion kleine Libellenmännchen bei denjenigen Arten, bei denen die Männchen aktiv nach paarungsbereiten Weibchen suchen und dabei untereinander in Wettbewerb stehen (*scrambled competition*) (STOKS 2000).

Nicht nur die Männchen variieren in ihrer Körpergröße, oft gibt es viel auffälligere Größenunterschiede zwischen Männchen und Weibchen. In Bezug auf die Körpergröße gibt es zahlreiche Publikationen, die den Dimorphismus zwischen Weibchen und Männchen an sich als Diskussionsgrundlage nehmen, ohne sich dabei auf die Einwirkung der Selektion zu beziehen. Viele Autoren haben z.B. den sexuellen Dimorphismus mit dem Grad an Polygynie korreliert (CLUTTON-BROCK et al. 1977; RALLS 1977), wobei aber die Selektion bezüglich der Weibchengröße ignoriert wurde.

Auch bei Libellen gibt es zahlreiche Publikationen, die sich mit dem Zusammenhang zwischen Körpergröße und dem Fortpflanzungserfolg beschäftigen (z.B. KOENIG & ALBANO 1985; CONRAD & PRITCHARD 1988; FINCKE 1992). Einen großen Unterschied im Bruterfolg fand FINCKE (1984) bei der tropischen Kleinlibellenart *Megaloprepus coerulatus*. Große Männchen verteidigen hier wassergefüllte Baumlöcher, in die die Eier gelegt werden. Neben diesen territorialen Männchen gibt es kleine Satellitenmännchen, die in der Umgebung dieser Baumlöcher auf eine Gelegenheit zur Paarung lauern. Bei Arten, bei denen die Männchen größer als die Weibchen sind (wie bei *Megaloprepus coerulatus*), ist generell ein ungewöhnlich großer Einfluss der Männchengröße auf die Fitness zu erwarten (CLUTTON-BROCK 1988).

Bei Prachtlibellen tritt bei den meisten Arten ein Dimorphismus zwischen den beiden Geschlechtern auf. Während die Männchen meist auffällig farbige Körper und Flügel haben, sind die Weibchen eher unauffällig gefärbt und tragen hyaline (durchsichtige) Flügel. Schon DARWIN (1871) erkannte, dass viele sexuelle Dimorphismen aus der sexuellen Selektion resultieren, d.h. aus dem Wettbewerb der Männchen um die Weibchen und aus der Weibchenwahl (*female choice*). Das Potential für die sexuelle Selektion ist bei territorialen Arten am größten, gefolgt von der Möglichkeit bei Arten, bei denen die Männchen durch aktive Suche nach Weibchen konkurrieren (*scramble competition*, z.B. *Coenagrion puella*, THOMPSON 1989). Bei territorialen Arten sollte daher der Grad an Dimorphismen in der Morphologie und/oder im Verhalten zwischen den beiden Geschlechtern hoch sein (FINCKE 1988). Damit sexueller Dimorphismus aber überhaupt entstehen kann, müssen die Selektionsdrücke auf die beiden Geschlechter unterschiedlich sein. Wären sie gleich, würde der Selektionsdruck auf Größe bei einem Geschlecht eine korrelierte Antwort bei der Größe des anderen Geschlechts hervorrufen (LANDE 1980).

Tatsächlich fand THOMPSON (1989) bei der Kleinlibellenart *Coenagrion puella* heraus, dass der Sexualdimorphismus der beiden Geschlechter durch unterschiedlich wirkende Selektion hervorgerufen wird. Die optimale Weibchengröße ist hinsichtlich der Lebenszeit-Eiproduktion (*lifetime egg production*) größer als die optimale Männchengröße, die durch den Lebenszeit-Paarungserfolg (*lifetime mating success*) beeinflusst wird. Dadurch sind hier die Weibchen größer als die Männchen.

Aus energetischen Gründen könnte angenommen werden, dass die südliche Art *C. haemorrhoidalis* größer sein kann als die nördlicher verbreitete Art *C. splendens*. Außerdem ist es denkbar, dass die südliche Population in Südfrankreich von *C. splendens* größer ist als die nördliche Population derselben Art in Norddeutschland. Die Körpergröße der Imago wird bei Libellen durch die Größe des letzten Larvenstadiums festgelegt, weil die Skelettgröße direkt nach dem Schlupf zum adulten Tier fixiert wird (RICHARDSON & BAKER 1997). Libellen fressen aber auch als Imagines noch, wobei sie Fett anlagern, bzw. dieses zum Aufbau von Flugmuskulatur nutzen (MARDEN 1989). Da sowohl Fett als Energielieferant für den Flug als auch Flugmuskulatur für kämpfende und balzende

territoriale Männchen der Prachtlibellen erfolgsentscheidend sein könnten, wurden diese morphologischen Parameter bei ausgewählten Männchen aufgenommen.

Fettgehalt

Studien an Insekten haben gezeigt, dass Energiereserven einen Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg von Männchen bei solchen Arten haben, bei denen diese Energiereserven negativ mit dem Alter assoziiert sind (z.B. MARDEN & WAAGE 1990; OTRONEN 1995). Libellen reichern nach dem Schlupf in ihrer immaturen Phase, also bevor sie ihre Reproduktionsphase erreichen, Fett an (MARDEN & WAAGE 1990; MARDEN & ROLLINS 1994). Diese Fettreserven nehmen z.B. bei der orangefarbenen Morphe der japanischen Prachtlibellenart *Mnais costalis* bei Männchen und Weibchen mit zunehmender Alter ab (PLAISTOW & TSUBAKI 2000).

Die Energiekosten für Territorialität und Paarung sind gegenüber anderen Aktivitäten oft hoch (BUCHER et al. 1982). Die Größe des Fettdepots bestimmt nach PLAISTOW und SIVA–JOTHY (1996), wie lange Männchen in ausgiebigen Territoriumskämpfen, in sogenannten "*escalated fights*", durchhalten und damit ein Revier verteidigen können, da Libellen in ihren Flugmuskeln Fett verbrennen (KALLAPUR & GEORGE 1973). Nach SIVA–JOTHY und PLAISTOW (1999) verliert ein Männchen der Prachtlibellenart *C. splendens xanthostoma* bei seiner Revierverteidigung in einem *escalated fight* die Hälfte der Fettreserven, die ihm überhaupt zur Territoriumsübernahme und -verteidigung zur Verfügung stehen.

Die Größe des Fettkörpers kann die Immunfunktion und damit den Grad des Parasitenbefalls beeinflussen (SANG & BURNET 1963; BREY & HULTMARK 1998; HETRU et al. 1998). SIVA–JOTHY und PLAISTOW (1999) konnten jedoch keine messbare Resistenz gegen Eugregarinenbefall in Abhängigkeit vom Fettgehalt bei Männchen von *C. splendens xanthostoma* nachweisen.

Der Fettgehalt von ausgewählten Männchen an der Oker sollte exemplarisch untersucht werden.

Flugmuskulatur: ein "*trade off*" zwischen Kraft zum Fliegen und Fettvorrat

Die Flugkraft von fliegenden Tieren wird fast ausschließlich von ihrer Flugmuskelmasse festgelegt (MARDEN 1987). Die Masse der Flugmuskulatur ändert sich bei Libellen: nach dem Schlupf verdoppeln Individuen der Großlibellenart *Plathemis lydia* (Anisoptera: Libellulidae) nahezu ihr Gewicht während ihres Reifefraßes. Während bei Weibchen der Grund dieser Gewichtszunahme in der Reifung der Ovarien liegt, werden Männchen wegen der Zunahme ihrer Flugmuskulatur schwerer (MARDEN 1989).

Die Beschleunigung beim Fliegen hängt von dem Anteil von Flugmuskulatur bezogen auf das Gesamtkörpergewicht der Libelle ab (MARDEN 1987). Mehr Flugmuskulatur ist also in Bezug auf Schnelligkeit ein Vorteil, der z.B. zu erfolgreicheren Beuteflügen verhelfen könnte. Muskulöse Männchen könnten auch Weibchen besser verfolgen und beim Kampf mit anderen Männchen überlegen sein. Ein Zuwachs an relativer Flugmuskelmasse (der Quotient aus Flugmuskulaturmasse und Frischgewicht), der sogenannten "*flight-muscle-ratio*" nach MARDEN (1989), zieht aber eine Reduzierung in anderen Körpergeweben oder Stoffen nach sich. Daher können mit wachsender *flight-muscle-ratio* physiologische Nachteile entstehen. Männchen von *C. splendens* an der Oker zeigen neben dem klassischem Territorialverhalten mit Balz auch alternative Taktiken. Dabei verfolgen sie Weibchen und versuchen diese – oft auch bei der Eiablage – ohne Balz zu ergreifen (HILFERT & RÜPPELL 1997). Große Flugmuskulatur könnte den Männchen dabei, aber auch bei Auseinandersetzungen mit anderen Männchen zugute kommen. Andererseits könnten aber bei Balz- und Revierflügen energetische Reserven oder sexueller Antrieb (*sexual drive*) von größerer Bedeutung sein.

Auch die Flugmuskulatur wurde zur exemplarischen Orientierung und für Detailfragen nur an der hauptsächlich bearbeiteten Art *C. splendens* untersucht.

Ziel dieses Kapitels ist es, Antworten auf die folgenden Fragen zu finden:

1. Sind die Männchen größer und leichter als die Weibchen?
2. Gibt es Unterschiede in den Körperparametern zwischen den Libellen im Früh- und denen im Spätsommer?
3. Ist die südlicher verbreitete Art *C. haemorrhoidalis* größer als die nördlicher vorkommende Art *C. splendens* in meinem Untersuchungszeitraum?
4. Zeigt die südliche untersuchte Population von *C. splendens* kleinere Körperparameter als die nördlicher verbreitete Population in meinem Untersuchungszeitraum?
5. Gibt es Korrelationen zwischen dem Fettgehalt bzw. der Flugmuskulatur und anderen Körperparametern?

Ergebnisse

3.2 Größe und Gewicht

Die morphologischen Messungen zeigten bei beiden untersuchten Prachtlibellenarten an allen Untersuchungsorten den generellen Trend, dass die Weibchen gegenüber den Männchen der gleichen Art eine größere Kopfbreite, eine größere rechte Hinterflügellänge und ein größeres Frischgewicht hatten, die Männchen jedoch eine größere Abdomenlänge aufwiesen (Tab.3.1).

Der Vergleich der Körperparameter von *C. splendens* zwischen den Jahren 1996 und 1997 ergibt sowohl für das Untersuchungsgebiet in Deutschland als auch für Südfrankreich das gleiche Bild: sowohl die Männchen als auch die Weibchen waren 1996 signifikant kleiner als 1997 (ANOVA, post-hoc-Test nach Tukey, Tab. 3.1), (Abb.A1, Anhang). Lediglich bei den Abdomenlängen der Weibchen an der Oker, der Weibchen und auch der Männchen an La Chapelette gab es zwischen 1996 und 1997 keine Unterschiede. Auch die Frischgewichte unterschieden sich nicht an der Oker, hingegen waren sowohl die Männchen als auch die Weibchen an La Chapelette 1996 signifikant leichter als 1997.

Auch der direkte Vergleich der Männchen sowie der Weibchen von *C. splendens* von der Oker mit denjenigen von La Chapelette brachte keine eindeutigen Unterschiede. Signifikant waren nur folgende Ergebnisse (Tab.3.1): 1996 hatten die Männchen an der Oker längere rechte Hinterflügel und sie waren schwerer als die Männchen an La Chapelette. Auch die Weibchen an der Oker waren 1996 schwerer als die Weibchen an La Chapelette. 1997 hatten die Weibchen an der Oker eine größere Kopfbreite als die Weibchen an La Chapelette und die Männchen an der Oker waren leichter als die südfranzösischen Männchen.

Die morphologischen Messungen an *C. haemorrhoidalis* ergaben zu allen drei Meßterminen und Orten (Gaudre Mai, C.d.V. Mai und September 1996) ein einheitliches Bild (Tab.3.1): die Männchen hatten im Mittel eine signifikant kleinere Kopfbreite und eine kleinere rechte Hinterflügellänge, jedoch zeigten sie ein längeres Abdomen als die Weibchen. Im Gewicht waren die Weibchen im Mittel schwerer als die Männchen. Nur am Gaudre ergab sich bei diesem Parameter kein signifikanter Unterschied zwischen den Geschlechtern, was auf den geringen Stichprobenumfang (Weibchengewicht N=9) zurückzuführen ist (s. Anhang S.). Die statistischen Vergleiche folgen in den Tabellen Tab.3.2 bis Tab. 3.5.

Tab.3.1: Morphologische Körperparameter von *C. splendens und C. haemorrhoidalis* Männchen und Weibchen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten in den Jahren 1996 und 1997. Für jeden Meßparameter sind der Mittelwert ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD) und der Stichprobenumfang (N) angegeben.

		Kopfbreite [mm]	**Hinterflügel** [mm]	**Abdomen** [mm]	**Gewicht** [mg]
C. splendens	$\bar{x}$	5,47	29,10	36,63	113,15
Männchen	SD	0,11	0,97	2,64	12,66
Oker 96	N	277	277	276	240
C. splendens	$\bar{x}$	5,56	31,79	35,26	144,24
Weibchen	SD	0,12	0,96	0,95	22,80
Oker 96	N	48	48	47	45
C. splendens	$\bar{x}$	5,89	29,15	36,94	111,93
Männchen	SD	0,75	3,81	5,11	14,60
Oker 97	N	450	450	450	276
C. splendens	$\bar{x}$	6,01	32,31	35,53	150,25
Weibchen	SD	0,73	4,03	4,36	27,39
Oker 97	N	143	143	143	116
C. splendens	$\bar{x}$	5,46	28,75	36,98	103,55
Männchen	SD	0,12	0,80	1,26	8,77
La Chapelette 96	N	173	268	268	267
C. splendens	$\bar{x}$	5,55	31,64	35,56	128,91
Weibchen	SD	0,12	0,78	1,03	15,88
La Chapelette 96	N	173	173	173	173
C. splendens	$\bar{x}$	5,88	29,88	37,22	120,44
Männchen	SD	0,10	0,71	1,53	11,89
La Chapelette 97	N	107	107	107	107
C. splendens	$\bar{x}$	5,99	32,50	35,76	154,63
Weibchen	SD	0,11	0,79	1,14	17,14
La Chapelette 97	N	73	73	73	82
C. haemorrhoidalis	$\bar{x}$	5,48	29,15	39,05	109,38
Männchen	SD	0,19	1,15	1,21	18,14
C.d.V. 96	N	235	235	234	234
C. haemorrhoidalis	$\bar{x}$	5,53	30,38	36,75	126,44
Weibchen	SD	0,20	1,16	1,28	24,82
C.d.V. 96	N	102	101	101	112
C. haemorrhoidalis	$\bar{x}$	5,90	30,79	39,36	131
Männchen	SD	0,3	0,89	0.96	20,85
Gaudre 96	N	27	26	27	16
C. haemorrhoidalis	$\bar{x}$	6,20	32,11	37,25	129
Weibchen	SD	0,2	1,1	1,9	31,44
Gaudre 96	N	14	14	14	9

Tab.3.2: Statistischer Mehrfachvergleich (post-hoc-Test nach Tukey) der Kopfbreite von *Calopteryx splendens* (C.sp.sp) von der Oker, *C. splendens* von La Chapelette (Chap) in den Untersuchungsjahren 1996 und 1997, sowie von *C. haemorrhoidalis* vom Canal de Vergiére (C.d.V.) von 1996. M= Männchen, W= Weibchen. Die mittlere Differenz zeigt, ob die verglichene Gruppe größer oder kleiner (-) ist. Signifikanzen sind fettgedruckt.

Verglichene Gruppen bezüglich Kopfbreite		**Mittlerere Differenz**	**Standard-fehler**	**Signifikanz**
C.sp.sp. M Oker 96	C.sp.sp. W Oker 96	-0,085	0,031	0,155
	C.sp.sp. M Oker 97	-0,495	0,015	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 96	0,013	0,017	0,999
	C.h. M C.d.V. 96	-0,012	0,018	1,000
	C.h. M Gaudre 96	0,428	0,088	**0,000**
C.sp.sp. W Oker 96	C.sp.sp. W Oker 97	-0,533	0,033	**0,000**
	C.sp.sp. W Chap 96	0,011	0,032	1,000
	C.h. W C.d.V. 96	0,023	0,035	1,000
	C.h. W Gaudre 96	0,594	0,132	**0,000**
C.sp.sp. M Oker 97	C.sp.sp. W Oker 97	-0,123	0,019	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 97	0,053	0,021	0,270
C.sp.sp. W Oker 97	C.sp.sp. W Chap 97	0,106	0,029	**0,008**
C.sp.sp. M Chap 96	C.sp.sp. W Chap. 96	-0,087	0,019	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 97	-0,455	0,023	**0,000**
	C.h. M C.d.V. 96	-0,025	0,018	0,928
	C.h. M Gaudre 96	0,439	0,088	**0,000**
C.sp.sp. W Chap 96	C.sp.sp. W Chap. 97	-0,368	0,024	**0,000**
	C.h. W C.d.V. 96	0,013	0,025	1,000
	C.h. W Gaudre 96	0,601	0,121	**0,000**
C.h. M C.d.V.96	C.h. W C.d.V. 96	-1,221	0,144	**0,000**
	C.h. M Gaudre 96	0,418	0,088	**0,000**
C.h. W. C.d.V.96	C.h. W Gaudre 96	0,621	0,123	**0,000**
C.h. M Gaudre 96	C.h. W Gaudre 96	-0,251	0,143	0,842

Tab.3.3: Statistischer Mehrfachvergleich (post-hoc-Test nach Tukey) der rechten Hinterflügelänge von *Calopteryx splendens* (C.sp.sp) von der Oker, *C. splendens* von La Chapelette (Chap) in den Untersuchungsjahren 1996 und 1997, sowie von *C. haemorrhoidalis* vom Canal de Vergiére (C.d.V.) von 1996. M= Männchen, W= Weibchen. Die mittlere Differenz zeigt, ob die verglichene Gruppe größer oder kleiner (-) ist. Signifikanzen sind fettgedruckt.

Verglichene Gruppen bezüglich rechter Hinterflügellänge		**Mittlerere Differenz**	**Standard-fehler**	**Signifikanz**
C.sp.sp. M Oker 96	C.sp.sp. W Oker 96	-2,680	0,188	**0,000**
	C.sp.sp. M Oker 97	-0,44	0,092	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 96	0,355	0,103	**0,021**
	C.h. M C.d.V. 96	-0,054	0,107	1,000
	C.h. M Gaudre 96	1,685	0,474	**0,018**
C.sp.sp. W Oker 96	C.sp.sp. W Oker 97	-0,977	0,201	**0,000**
	C.sp.sp. W Chap 96	0,192	0,197	0,994
	C.h. W C.d.V. 96	1,405	0,211	**0,000**
	C.h. W Gaudre 96	0,327	0,697	1,000
C.sp.sp. M Oker 97	C.sp.sp. W Oker 97	-3,218	0,116	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 97	-0,115	0,13	0,997
C.sp.sp. W Oker 97	C.sp.sp. W Chap 97	3,103	0,155	**0,000**
C.sp.sp. M Chap 96	C.sp.sp. W Chap. 96	-2,843	0,118	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 97	-0,91	0,138	**0,000**
	C.h. M C.d.V. 96	-0,41	0,108	**0,006**
	C.h. Gaudre 96	2,045	0,472	**0,001**
C.sp.sp. W Chap 96	C.sp.sp. W Chap. 97	-0,911	0,17	**0,000**
	C.h. W C.d.V. 96	1,213	0,151	**0,000**
	C.h. W Gaudre 96	0,478	0,639	1,000
C.h. M C.d.V.96	C.h. W C.d.V. 96	2,3	0,181	**0,000**
	C.h. M Gaudre 96	1,65	0,474	**0,026**
C.h. W. C.d.V.96	C.h. W Gaudre 96	1,671	0,650	0,298
C.h. M Gaudre 96	C.h. W Gaudre 96	-1,321	0,760	0,851

Tab.3.4: Statistischer Mehrfachvergleich (post-hoc-Test nach Tukey) der Abdomenlänge von *Calopteryx splendens* (C.sp.sp.) von der Oker, *C. splendens* von La Chapelette (Chap) in den Untersuchungsjahren 1996 und 1997, sowie von *C. haemorrhoidalis* vom Canal de Vergiére (C.d.V.) von 1996. M= Männchen, W= Weibchen. Die mittlere Differenz zeigt, ob die verglichene Gruppe größer oder kleiner (-) ist. Signifikanzen sind fettgedruckt.

Verglichene Gruppen bezüglich Abdomenlänge		**Mittlerere Differenz**	**Standard-fehler**	**Signifikanz**
C.sp.sp. M Oker 96	C.sp.sp. W Oker 96	1,503	0,240	**0,000**
	C.sp.sp. M Oker 97	-0,763	0,117	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 96	-0,264	0,131	0,583
	C.h. M C.d.V. 96	-2,288	0,135	**0,000**
	C.h. M Gaudre 96	-2,723	0,619	**0,001**
C.sp.sp. W Oker 96	C.sp.sp. W Oker 97	-0,766	0,256	0,083
	C.sp.sp. W Chap 96	-1,767	0,241	**0,000**
	C.h. W C.d.V. 96	-1,491	0,269	**0,000**
	C.h. W Gaudre 96	2,008	0,934	0,586
C.sp.sp. M Oker 97	C.sp.sp. W Oker 97	1,499	0,147	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 97	0,455	0,164	0,145
C.sp.sp. W Oker 97	C.sp.sp. W Chap 97	0,267	0,22	0,970
C.sp.sp. M Chap 96	C.sp.sp. W Chap. 96	1,358	0,148	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 97	-0,044	0,174	1,000
	C.h. M C.d.V. 96	-2,024	0,136	**0,000**
	C.h. M Gaudre 96	2,373	0,62	**0,007**
C.sp.sp. W Chap 96	C.sp.sp. W Chap. 97	-0,091	0,212	1,000
	C.h. W C.d.V. 96	-1,082	0,191	**0,000**
	C.h. W Gaudre 96	1,710	0,855	0,693
C.h. M C.d.V.96	C.h. W C.d.V. 96	2,3	0,181	**0,000**
	C.h. M Gaudre 96	0,294	0,623	1,000
C.h. W. C.d.V.96	C.h. W Gaudre 96	0,464	0,87	1,000
C.h. M Gaudre 96	C.h. W Gaudre 96	2,085	1,010	0,649

Tab.3.5: Statistischer Mehrfachvergleich (post-hoc-Test nach Tukey) des Frischgewichts von *Calopteryx splendens* (C.sp.sp) von der Oker, *C. splendens* von La Chapelette (Chap) in den Untersuchungsjahren 1996 und 1997, sowie von *C. haemorrhoidalis* vom Canal de Vergiére (C.d.V.) von 1996. M= Männchen, W= Weibchen. Die mittlere Differenz zeigt, ob die verglichene Gruppe größer oder kleiner (-) ist. Signifikanzen sind fettgedruckt.

Verglichene Gruppen bezüglich Frischgewicht		**Mittlerere Differenz**	**Standard-fehler**	**Signifikanz**
C.sp.sp. M Oker 96	C.sp.sp. W Oker 96	-31,04	4,737	**0,000**
	C.sp.sp. M Oker 97	-2,23	2,573	0,997
	C.sp.sp. M Chap 96	9,89	2,594	**0,006**
	C.h. M C.d.V. 96	3,42	2,693	0,960
	C.h. M Gaudre 96	9,30	4,373	0,603
C.sp.sp. W Oker 96	C.sp.sp. W Oker 97	-6,01	5,121	0,976
	C.sp.sp. W Chap 96	16,47	4,879	**0,026**
	C.h. W C.d.V. 96	16,13	5,226	0,064
	C.h. W Gaudre 96	-3,14	5,921	1,000
C.sp.sp. M Oker 97	C.sp.sp. W Oker 97	-34,82	3,226	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 97	-10,63	3,321	**0,045**
C.sp.sp. W Oker 97	C.sp.sp. W Chap 97	-4,38	4,207	**0,990**
C.sp.sp. M Chap 96	C.sp.sp. W Chap. 96	-24,46	2,846	**0,000**
	C.sp.sp. M Chap 97	-22,75	3,336	**0,000**
	C.h. M C.d.V. 96	-6,47	2,626	0,290
	C.h. M Gaudre 96	18,95	4,361	**0,001**
C.sp.sp. W Chap 96	C.sp.sp. W Chap. 97	1,71	3,586	1,000
	C.h. W C.d.V. 96	-0,34	3,651	1,000
	C.h. W Gaudre 96	12,19	5,518	0,544
C.h. M C.d.V.96	C.h. W C.d.V. 96	18,34	3,483	**0,000**
	C.h. M Gaudre 96	13,12	4,376	0,110
C.h. W. C.d.V.96	C.h. W Gaudre 96	14,66	5,590	0,267
C.h. M Gaudre 96	C.h. W Gaudre 96	-18,60	6,827	0,215

Bei dem Vergleich zwischen den beiden *C. haemorrhoidalis* Populationen im Mai zeigt sich, dass sowohl die Männchen als auch die Weibchen am C.d.V. kleiner in Kopfbreite und rechter Hinterflügellänge waren als am Gaudre (Tab. A1, Tab. A4 a und b, Anhang). Bei der Abdomenlänge ergab sich bei beiden Geschlechtern kein Unterschied. Während die Männchen an C.d.V. leichter waren, traf dies für die Weibchen am Gaudre zu, wobei hier wieder der geringe Stichprobenumfang von 9 gewogenen Weibchen mit in Betracht gezogen werden muss.
Ein Vergleich der Körperparameter innerhalb der Geschlechter am C.d.V. zwischen Mai und September zeigt, dass sowohl die Männchen als auch die Weibchen im Mai signifikant größer und schwerer waren als im September (Tab.A2, Tab.A3, Anhang).

3.2.1 Fettgehalt

Der Fettgehalt wurde von 80 *C. splendens* Männchen von der Oker bestimmt. Er schwankte zwischen 0,5 mg und 9,1 mg und machte im Mittel 3% des Frischgewichts bzw. 9% des Trockengewichts der Männchen aus (Tab.3.6). Mit steigendem Frischgewicht nahm auch der Fettgehalt der Männchen zu (Abb.3.1).

Tab.3.6: Frisch- und Trockengewicht und Fettgehalt in mg sowie prozentualer Fettgehaltanteil am Frisch- bzw. Trockengewicht von Männchen von *C. splendens* an der Oker. N= Stichprobenumfang.

	Frischgewicht [mg]	**Trockengewicht [mg]**	**Fettgehalt [mg]**	**Fettgehaltanteil am Frischgewicht [%]**	**Fettgehaltanteil am Trockengewicht [%]**
Mittelwert	107 ± 9,14	33,93 ± 4,59	3,19 ± 1,99	3,05 ± 1,79	9,03 ± 4,88
M	87	22,39	0,5	0,44	1,65
M	133	46,21	9,1	7,72	19,7
N	67	80	80	67	80

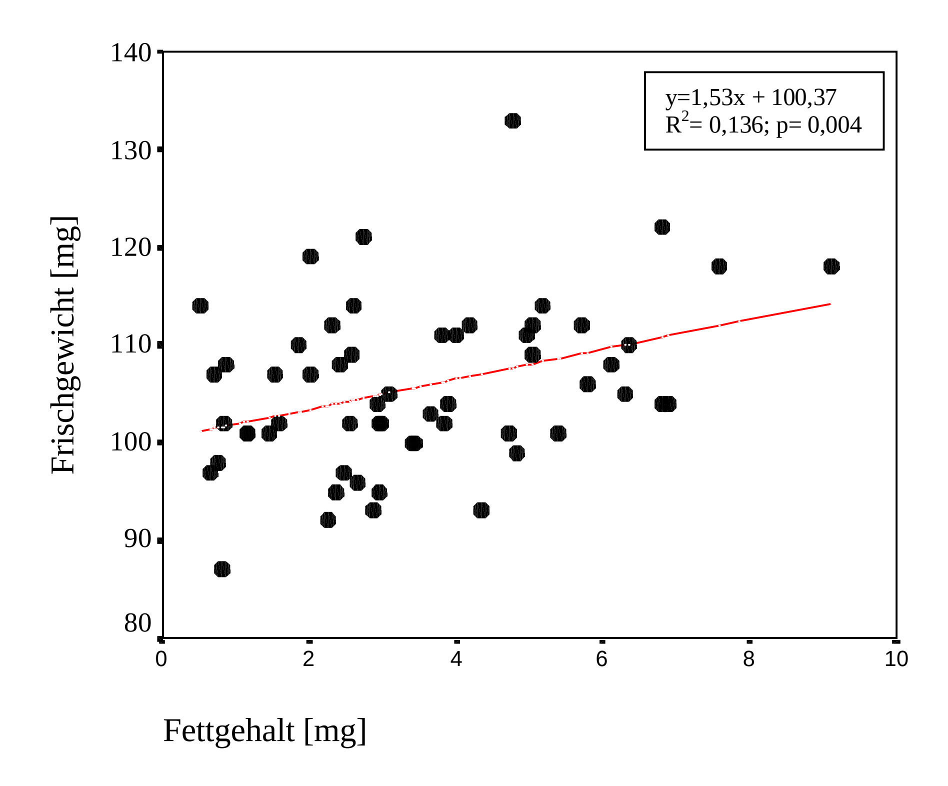


Abb.3.1: Korrelation zwischen Frischgewicht (mg) und Fettgehalt (mg) von 80 Männchen von *C. splendens* von der Oker.

Ein möglicher Zusammenhang zwischen dem Fettgehalt und den Körpermaßen einzelner Männchen wurde mit einer Spearman-Korrelation geprüft. Ein signifikanter Zusammenhang mit dem Fettgehalt ergab sich bei dem Frischgewicht, dem Trockengewicht und der Fläche aller vier Flügel, jedoch lag hier der Korrelationskoeffizient unter 0,5 (Tab.3.7). Eine deutlichere Korrelation ließ sich nur mit der Abdomenlänge nachweisen, mit der der Fettgehalt zu etwa 53% hoch signifikant korrelierte.

Tab.3.7: Korrelation nach Pearson zwischen jeweils dem Fettgehalt und der Kopfbreite, der Abdomen- und rechten Hinterflügellänge, dem Frisch- und Trockengewicht, der Flügelfläche aller vier Flügel und der Flügelflächenbelastung bei Männchen von *C. splendens* von der Oker. * = Signifikanzniveau.

Körpermaß	r	N	p
Kopfbreite	0,119	70	0,325
Abdomenlänge	0,528	71	0,000 ***
Hinterflügellänge	0,129	70	0,287
Frischgewicht	0,364	57	0,013 *
Trockengewicht	0,358	71	0,002 **
Flügelfläche	0,267	67	0,029 *
Flügelflächenbelastung	-0,042	56	0,760

3.2.2 Flugmuskulatur

Die aus dem Thorax von 72 *C. splendens* Männchen von der Oker extrahierte Flugmuskulatur wies im Mittel ein Trockengewicht von 9,86 ± 1,04 mg auf (Abb.3.2), was durchschnittlich 29,4 % des Körpertrockengewichts ausmachte. Der Thorax allein bestand im Mittel aus 73,6 % Flugmuskulatur. Es ergaben sich signifikante Korrelationen zwischen Flugmuskelmasse und Kopfbreite, rechter Hinterflügellänge, Abdomenlänge, Frischgewicht und Fettgehalt (Tab.3.8).

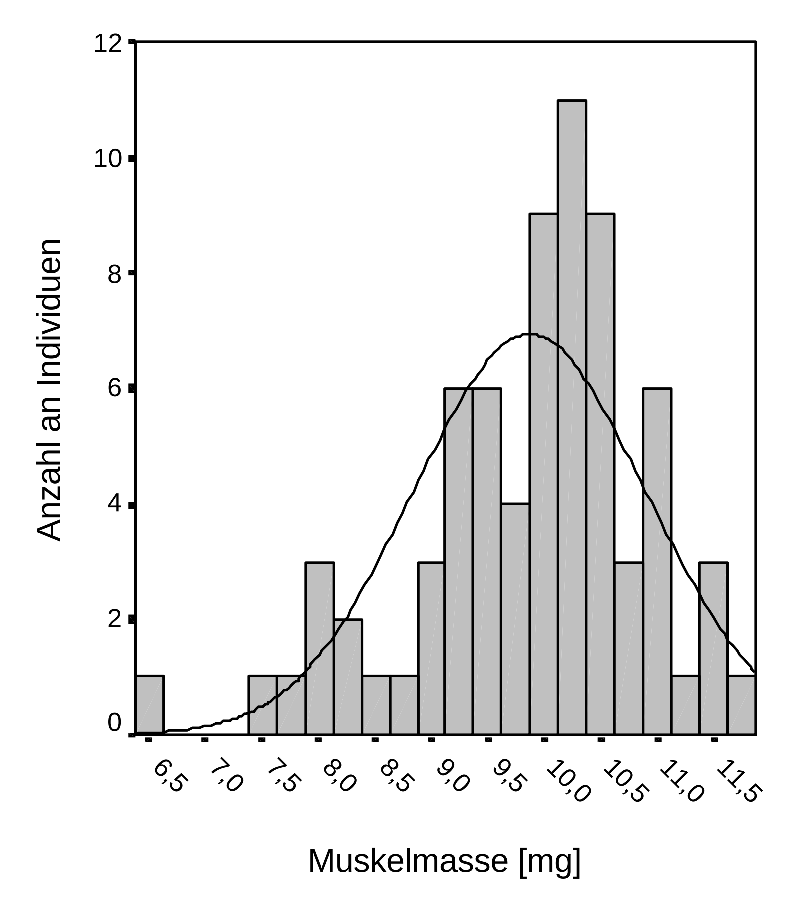


Abb.3.2: Trockengewichte der Flugmuskulatur von *C. splendens* Männchen von der Oker. Die Kurve zeigt die Normalverteilung. N= 72.

Tab.3.8: Korrelation nach Spearman zwischen jeweils Trockengewicht der Flugmuskelmasse [mg] und Kopfbreite [mm], rechter Hinterflügellänge [mm], Abdomenlänge [mm], Frischgewicht [mg] sowie Fettgehalt [mg] von *C. splendens* Männchen von der Oker.

	Kopfbreite [mm]	**Hinterflügel-länge [mm]**	**Abdomen-länge [mm]**	**Frisch-gewicht [mg]**	**Fettgehalt [mg]**
Flugmuskel-masse [mg] **Spearman-r**	0,372	0,383	0,413	0,594	0,474
p	0,002	0,001	0,000	0,000	0,000
N	69	69	68	54	70

In allen Fällen bestand ein positiver Zusammenhang zwischen dem Trockengewicht der Muskelmasse und oben genannten Körperparametern (Abb.3.3), d.h. zum Beispiel stieg mit zunehmender Kopfbreite auch die Masse der Flugmuskulatur. Das Trockengewicht der Flugmuskulatur korrelierte signifikant mit der Fläche aller vier Flügel (Spearman r= 0,539; p= 0,000; N= 65).

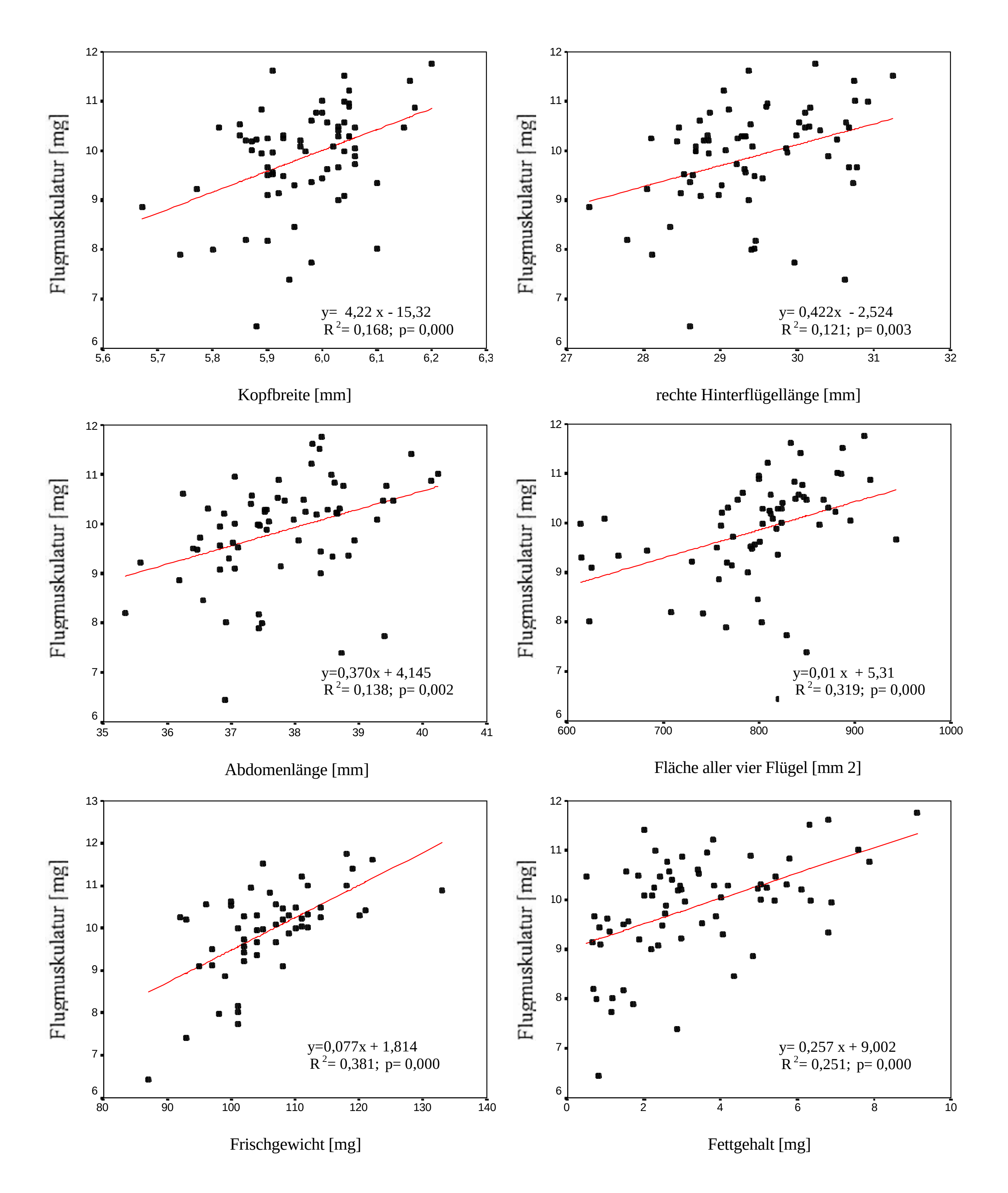


Abb.3.3: Lineare Regressionen zwischen jeweils Trockengewicht der Flugmuskelmasse und Kopfbreite (oben links), rechter Hinterflügellänge (oben rechts), Abdomenlänge (Mitte links), Flügelfläche (Mitte rechts), Frischgewicht (unten links) sowie Fettgehalt (unten rechts) von *C. splendens* Männchen von der Oker.

Anlehnend an MARDEN (1989) und PLAISTOW & SIVA - JOTHY (1996) wurde aus dem Quotienten von Flugmuskelmasse und Trockengewicht die "*flight-muscle-ratio*" berechnet. Dieses Verhältnis ist eine dimensionslose Größe.
Zwischen der *flight-muscle-ratio* und dem Fettgehalt ergab sich nach Spearman eine signifikante Korrelation (r= 0,48; p= 0,000; N= 72). Eine lineare Regression zeigte den Trend an, dass mit zunehmender *flight-muscle-ratio* der Fettgehalt der Männchen abnahm (Abb.3.4).

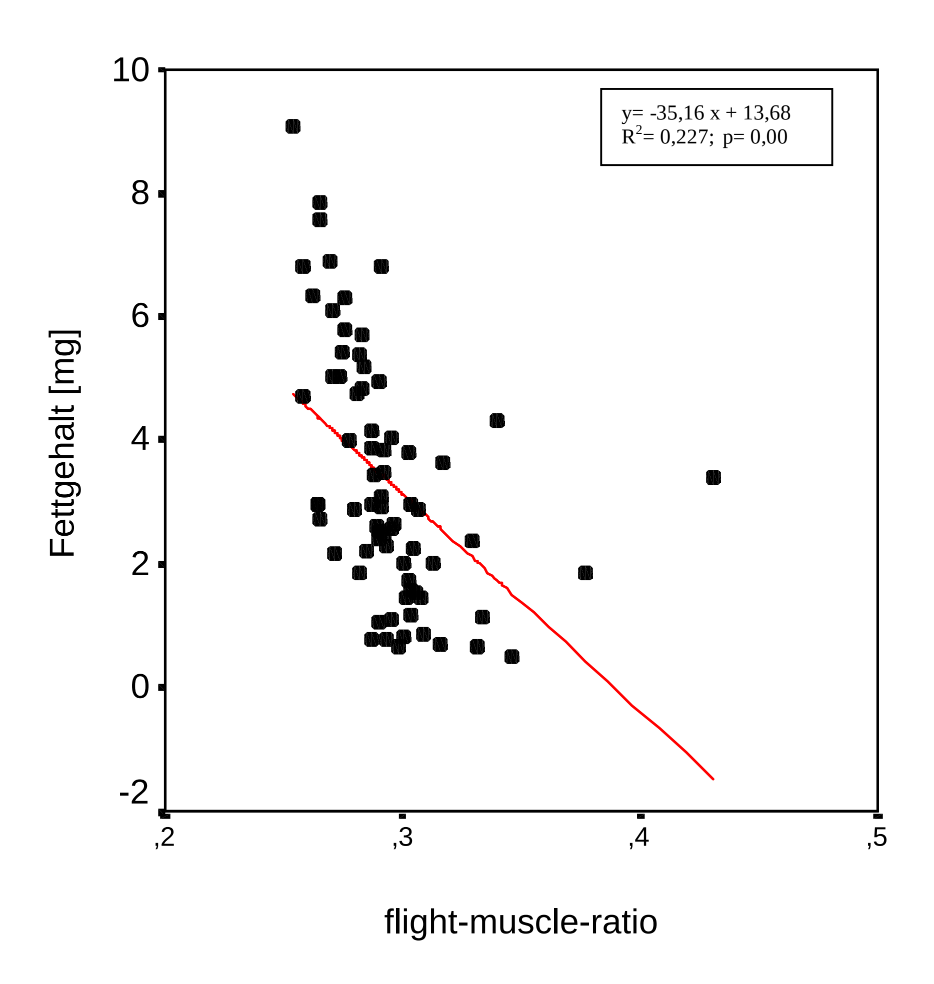


Abb.3.4: Lineare Regressionen zwischen Fettgehalt und *flight-muscle-ratio* (Quotient aus Flugmuskelmasse/ Trockengewicht Abdomen und Thorax) von 72 *C. splendens* Männchen an der Oker.

Folgende Antworten lassen sich auf die eingangs gestellten Fragen geben:

1. Die Männchen aller untersuchten Prachtlibellen waren leichter, jedoch nicht generell größer als die Weibchen. Während die Männchen ein längeres Abdomen aufwiesen, hatten die Weibchen größere Kopfbreiten und größere Hinterflügellängen.
2. Es gab keine eindeutigen Unterschiede in den Körperparametern *bei C. splendens* im Früh- und Spätsommer. Bei *C. haemorrhoidalis* waren beide Geschlechter im Mai signifikant größer und schwerer als im September.
3. *C. haemorrhoidalis* war nicht größer als *C. splendens* in meinem Untersuchungszeitraum.
4. Die Unterschiede in den Körperparametern zwischen der nördlichen und der südlichen Population von *C. splendens* waren nicht regelhaft und auch unterschiedlich in den zwei Untersuchungsjahren.
5. Der Fettgehalt von *C. splendens* Männchen korrelierte positiv mit dem Frischgewicht und der Abdomenlänge. Die Flugmuskelmasse korrelierte mit allen Körperparametern. Männchen mit einem hohen Quotienten von Flugmuskelmasse und Trockengewicht (*flight-muscle-ratio*) hatten wenig Fett.

3.3 Diskussion

Warum sind Prachtlibellenmännchen nicht größer als ihre Weibchen?

Bei den beiden untersuchten Libellenarten konnte in allen Untersuchungsgebieten festgestellt werden, dass die Weibchen eine größere Kopfbreite, eine größere Hinterflügellänge und ein höheres Frischgewicht aufwiesen, während die Männchen ein längeres Abdomen hatten. Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit den Daten von WEINHEBER (1992), die größere Vorderflügellängen und höhere Frischgewichte bei den Weibchen, jedoch kürzere Abdomenlängen als bei den Männchen von *C. haemorrhoidalis* am Canal de Vergière fand. Nach FINCKE et al. (1997) sollte die Selektion bei solchen Libellenarten große Männchen bevorzugen, bei denen die Männchen Polygamie mit Recourcenverteidigung zeigen (s. Kap. 5), was bei Prachtlibellen der Fall ist. Warum sind bei ihnen dann nicht die Männchen eindeutig größer?

Bei vielen Arten sind größere Männchen erfolgreicher im Erzielen von Kopulationen als kleinere Männchen (z.B. *Drosophila malanbogaster, D. pseudoobscura*; PARTRIDGE et al. 1987). In einigen Fällen liegt der Erfolg im direkten Wettbewerb um Weibchen an ihren Geschick im Kampf um Weibchen. In anderen Fällen hängt ihr Erfolg damit zusammen, dass sie besser im Anlocken (*attract*) oder Bebalzen der Weibchen sind. Auch eine Kombination beider ist möglich (STEELE & PATRIDGE 1988). Eine weitere Hypothese zur Erklärung der weiblichen Bevorzugung für große Männchen ist die sogenannte "*female reluctance hypothesis*" (ARNQVIST 1992; ROWE at al. 1994). Diese schlägt vor, dass Weibchen durch große Paarungspartner besser vor Übergriffen durch andere Männchen geschützt sind und somit überflüssige Kopulationen und die damit verbundenen Kosten vermeiden. CREAN et al. (2000) konnten diese Hypothese bei verschiedenen Arten von Tangfliegen (Diptera: Coelopidae) bestätigen. Bei diesen Arten wie auch bei Wasserläufern, für die die oben genannten Autoren die "*female reluctance*" Hypothese aufstellten, sitzen die Männchen bei der Paarung auf dem Rücken der Weibchen. Da sich viele Tiere an guten Plätzen versammeln, kommt es häufig zu Angriffen durch andere Männchen, die das Weibchen zu übernehmen versuchen.

Libellen paaren sich auf eine einzigartige Weise: bei der Kopula bilden sie das sogenannte Libellenrad (CORBET 1999). Das Männchen packt seine Paarungspartnerin mit seiner abdominalen Zange im Nacken. Das Weibchen biegt

ihren Hinterleib nach oben vorn zum zweiten Abdominalsegment des Männchens, wo sich sein sekundäres Kopulationsorgan befindet. Das Paarungsrad entsteht also aus morphologischen Gründen; es hat aber den Vorteil, dass es für Rivalen nur schwer aufzubrechen ist. Daher werden die außergewöhnlich langen Kopulationszeiten der Kleinlibellenart *Ischnura elegans* als Bewachung des Weibchens durch das Männchen (*mate guarding*) angesehen (MILLER 1987).

Der Vorteil für große Männchen liegt darin, dass sie das Abwehrverhalten von nicht-paarungsbereiten Weibchen leichter überwinden können (CREAN et al. 2000). Wenn dieser Vorteil ein Nebeneffekt des sexuellen Konflikts zwischen den Geschlechtern ist (THORNHILL & ALCOCK 1983), dann sollte der Paarungserfolg positiv mit der Männchengröße, jedoch negativ mit der Weibchengröße assoziiert sein (CREAN et al. 2000). Auf der anderen Seite korreliert die Fruchtbarkeit eines Weibchens, also die Anzahl seiner Eier, positiv mit seiner Körpergröße (FORREST 1987; HONEK 1993), so dass Männchen wiederum große Weibchen bevorzugen sollten.

Männchen der Prachtlibellen balzen meist vor Weibchen, die in ihrem Revier zur Kopula erscheinen. Ich konnte niemals beobachten, dass Männchen nicht versuchten, paarungswillige Weibchen zur Kopula zu bringen. Würden die Männchen nur große Weibchen auswählen, sollten sie kleine entweder gar nicht anbalzen oder spätestens im Paarungstandem an dem Gewicht des Weibchens bemerken, wenn es sich um ein leichtes handelt und auf die Kopulation verzichten. Da Paarungen für Prachtlibellenmännchen aber nicht mit hohen Kosten verbunden sind, paaren sie sich mit jedem Weibchen, das dazu bereit ist. Große Männchen sind dabei nicht erfolgreicher als kleine. Wenn es einen Zusammenhang zwischen der Körpergröße und dem Paarungserfolg der Männchen geben würde, wäre er hier aufgedeckt worden (s. Kap. 5), denn die Variation in der männlichen Körpergröße schwankt erheblich. Auch konnte kein Zusammenhang zwischen dem Paarungserfolg der Weibchen und ihrer Körpergröße festgestellt werden. Allerdings war die Schwankungsbreite in der Größe hier sehr viel geringer.

Neben dem oben bereits angesprochenen Zusammenhang zwischen Weibchengröße und Eizahl sind in neuerer Zeit auch noch andere Faktoren aufgedeckt worden, die einen Einfluss auf die weibliche Fruchtbarkeit haben. Neben der Lebenszeit (THOMPSON 1990) spielt vor allem die Nahrungsverfügbarkeit bei Insekten, die auch als Adulte noch fressen, eine große Rolle. Hierbei wirkt sich ein

Nahrungsmangel kurz nach dem Schlupf zur Imago nicht so negativ aus wie das Hungern kurz vor der Eiablage (RICHARDSON et al. 1997). Fluktuierende abiotische Faktoren wie z.B. das Wetter können einen großen Einfluss auf die Nahrungsverfügbarkeit und die Lebenserwartung und damit auf die Fruchtbarkeit haben (RICHARDSON et al. 1997). Die untersuchten Prachtlibellenweibchen hatten generell ein sehr viel höheres Frischgewicht als die Männchen, da bei den adulten Weibchen die Eier einen Großteil des Gewichtes ausmachen. In diesem Zusammenhang ist auch zu sehen, dass die Weibchen größere Flügelflächen haben, was durch die Messung der rechten Hinterflügellänge deutlich wurde. Das höhere Gewicht muss von größeren Flügeln getragen werden, so dass die Flügelflächenbelastung bei beiden Geschlechtern ähnlich ist. Die Weibchen werden häufig von den Männchen am Wasser fliegend verfolgt, so dass sie oft fliehen und dabei die Flugfähigkeit und damit die Fitness der Männchen testen können. Der Dimorphismus zwischen Männchen und Weibchen der Prachtlibellen hat wahrscheinlich folgende Hauptgründe: die optimale Weibchengröße scheint hinsichtlich der Lebenszeit-Eiproduktion (*lifetime egg production*) und des Konflikts zwischen den Geschlechtern in Hinblick auf Kopfbreite, Hinterflügellänge und Frischgewicht größer zu sein als die optimale Männchengröße, die nur durch den Lebenszeit-Paarungserfolg *(lifetime mating success*) beeinflusst wird. Dieser Paarungserfolg wird zwar auch durch den Konflikt zwischen den Geschlechtern beeinflusst, aber nach LANDE (1980) führt der gleiche Selektionsdruck zu einer korrelierten Antwort in der Morphologie. Daher scheint das längere Abdomen der Männchen durch die intrasexuelle Selektion favorisiert worden zu sein. Möglicherweise können Männchen mit längerem Abdomen besser kämpfen oder aber Weibchen besser packen und im Paarungsrad besser sichern.

Unterschiede gab es aber nicht nur zwischen den Geschlechtern sondern auch innerhalb der Geschlechter in den verschiedenen Untersuchungsjahren und an den verschiedenen Untersuchungsorten. Die in der Einleitung aufgestellte Hypothese, dass die südliche Art *C. haemorhoidalis* größer sein kann als die nördliche Art *C. splendens* konnte nicht bestätigt werden. Auch war die südliche Population von *C. splendens* nicht größer als die nördliche. Diese Ergebnisse gelten jedoch nur für meine Untersuchungsgebiete und meine Untersuchungszeiträume, denn Variationen

in der Körpergröße werden manchmal schon auf kleine Entfernungen oder im Verlauf der Flugsaison deutlich. So fand WEINHEBER (1992) signifikante Unterschiede in der Körpergröße bei *C. haemorrhoidalis* am C.d.V. innerhalb eines Untersuchungsjahres: beide Geschlechter wurden von August bis Anfang September kleiner, später bis Oktober wieder größer. Weiterhin unterschieden sich zwei Teilpopulationen, die 700 Meter entfernt voneinander am C.d.V. untersucht wurden, allerdings nur bezüglich ihrer Vorderflügellänge, nicht hinsichtlich ihrer Abdomenlänge. Geographische Unterschiede scheinen also hier nicht so einen großen Einfluss auf die Körpergröße zu haben wie kleinräumige aktuelle Situationen: generell waren die Prachtlibellen in meinen Untersuchungsgebieten 1996 kleiner als 1997, lediglich in der Abdomenlänge wurden diese Unterschiede nicht deutlich. RICHARDSON & BAKER (1997) fanden heraus, dass die Größe adulter Libellen von der Größe des letzten Larvenstadiums abhängt, da die Skelettgröße nach dem Schlupf zur Imago fixiert ist. Die gemessenen Größen im Jahr 1996 hängen also von der aquatischen Nahrungsverfügbarkeit für die Libellenlarven im Gewässer von 1995, die aus 1997 von 1996 ab. Hingegen variiert das Frischgewicht der adulten Libellen erheblich und ist von der aktuellen terrestrischen Nahrungssituation abhängig. Für die Frischgewichte gab es an der Oker in den verschiedenen Jahren keine Unterschiede innerhalb der Geschlechter, hingegen waren sowohl die Männchen als auch die Weibchen an La Chapelette 1996 signifikant leichter als 1997. 1996 scheint an La Chapelette eine schlechte Beutesituation für die Prachtlibellen aufgetreten zu sein, was auch dadurch belegt wird, dass sowohl die Männchen als auch die Weibchen 1996 an La Chapelette signifikant leichter waren als an der Oker, während diese Unterschiede für 1997 nicht auftraten.

Der Fettgehalt schwankt sehr bei *C. splendens*

Der Fettgehalt von 80 untersuchten *C. splendens* Männchen schwankte zwischen 0,5 mg bis 9,1 mg. Bezogen auf das Frischgewicht hatten die untersuchten Libellen damit im Mittel etwa 3 % Fett, der Minimalwert lag bei einem territorialem Männchen bei 0,44 %. MARDEN et al. (1998) fand bei der Großlibellenart *Libellula pulchella* heraus, dass die Grenze des Fettgehalts bei 1,6 % Körperfett lag, unter der die Tiere verhungerten. Calopterygiden schlagen beim normalen Flug 18 – 20 mal in der Sekunde mit den Flügeln, nur beim seltenen Werbeflug wird die

Schlagfrequenz auf 35 – 40 Hz gesteigert (RÜPPELL 1987). Mature *Libellula pulchella* schlagen die Flügel mit etwa 37 Hz und erreichen eine vertikale Kraftproduktion von ca. 40 Newton pro Kilogramm Flugmuskulatur (MARDEN et al. 1998). Calopterygiden brauchen wahrscheinlich wegen ihrer geringeren Schlagfrequenz weniger Energie, denn MARDEN et al. (1998) fanden heraus, dass immature Tiere von *Libellula pulchella* nur mit einer Schlagfrequenz von 19 – 27 Hz flogen und dabei weniger Fett verbrauchten als Mature. Damit könnte erklärt werden, warum Männchen von *C. splendens* mit sehr viel weniger Körperfett territorial sein können und nicht an der Grenze des Verhungerns sind. Zusätzlich könnten *C. splendens* -Männchen Energie durch Sonneneinstrahlung gewinnen. Ihre Körper und zum großen Teil auch ihre Flügel sind dunkel gefärbt. Die Sonnenstrahlung erwärmt die Tiere, Flügelherzen transportieren die erwärmte Haemolymphe in den Körper (KRENN & PASS 1996).
Der Fettkörper ist an der Produktion von antibakteriell wirkenden Peptiden und von anderen Komponenten des Immunsystems bei Insekten beteiligt (HETRU et al. 1998; BREY & HULTMARK 1998). Die Immunfunktion eines Insektes und damit seine Kondition ist daher von seinem Ernährungszustand und seinem Fettkörper abhängig. Die Akkumulation von Fettreserven kann durch die Anwesenheit insbesondere von Parasiten des Verdauungstraktes stark herabgesetzt werden, da diese die Fähigkeit des Wirtes, Nährstoffe zu absorbieren, herabsetzen (SIVA-JOTHY & PLAISTOW 1999). Die Autoren fanden heraus, dass der Fettgehalt von noch nicht adulten (*teneral*) Männchen der Prachtlibellenart *C. splendens xanthostoma* direkt oder indirekt mit zunehmenden Befall von Trophozoiten eines eugregarinen Parasiten im Mitteldarmepithelium abnahm. Parasiten könnten auch bei *C. splendens* an der Oker vorhanden sein und Schwankungen im Fettgehalt hervorrufen. Weiterhin nimmt mit zunehmenden Alter der Libellen der Fettgehalt ab, wie PLAISTOW und SIVA-JOTHY (1996) an *C. splendens xanthostoma* gezeigt haben. Bei ihrer Studie wurden die Männchen in vier Gruppen unterteilt: in solche mit weichen Flügeln, in diejenigen, die noch nicht territorial waren (*pre-territorial males*), in territoriale, sowie in alte Männchen, die aus ihrem Territorium verdrängt worden waren. Solche großen Altersunterschiede traten in der vorliegenden Arbeit nicht auf, denn es wurden ausschließlich territoriale Männchen auf ihren Fettgehalt hin untersucht. Daher spielt hier der Einfluss des Alters auf den Fettgehalt wohl eher eine untergeordnete Rolle.

TANAKA und SUZUKI (1998) konnten eine positive Korrelation zwischen Fettgehalt und Frischgewicht sowohl bei Weibchen als auch Männchen bei der Heuschreckenart *Modicogryllus confirmatus* nachweisen. Auch bei *C. splendens* Männchen gab es einen signifikanten Zusammenhang dieser beiden Parameter. Bei hohem Frischgewicht, was für eine gute Ernährungssituation spricht, kann auch mehr Fett angelagert werden als bei mangelnder Beute. Signifikant war auch die Korrelation zwischen Fettgehalt und Abdomenlänge. Diese könnte damit erklärt werden, dass der Fettkörper, in dem Insekten ihren Fettvorrat speichern (RENNER et al. 1991), bei Libellen im Abdomen liegt.

Der Anteil an Flugmuskulatur

Die maximale Kraft, die von fliegenden Tieren erzeugt wird, ist nahezu vollständig von der Flugmuskelmasse abhängig (MARDEN 1987). Das Verhältnis von Kraft zu Masse - und damit die Beschleunigung - soll proportional zum Verhältnis von Flugmuskelmasse und Gesamtkörpergewicht sein (MARDEN 1989). Diese sogenannte "*flight-muscle-ratio*" (FMR) wird nach MARDEN (1989) als Verhältnis von Flugmuskulatur/ Frischgewicht berechnet, PLAISTOW & SIVA - JOTHY (1996) berechneten sie als Verhältnis von trockener Flugmuskelmasse/ Trockengewicht von Abdomen und Thorax. Da der Wassergehalt von Libellen sehr stark schwanken kann, wurde in dieser Arbeit zur Berechnung der FMR ebenfalls die trockene Flugmuskelmasse und das Körpertrockengewicht herangezogen.

Männchen der Libellulide *Plathemis lydia* zeigen eine negative Korrelation zwischen FMR und Fettgehalt: den Nutzen einer größeren Flugmuskulatur und damit einer besseren Beschleunigung stehen die Kosten in Form von Fett gegenüber (MARDEN 1989). Männchen verlassen ihre Territorien mit etwa 10 mg Fettvorrat, der nach Berechnungen von MAY (1984) bei 22°C für etwa 0,3-0,9 Stunden Flug ohne Pause ausreicht. Dieser geringe Fettvorrat birgt das Risiko der Mortalität, falls es zu erfolglosen Beuteflügen kommt (MARDEN 1989).
Aus meinen Daten ergibt sich ebenfalls eine negative Korrelation zwischen FMR und Fettgehalt, d.h. Männchen mit viel Flugmuskulatur besaßen weniger Fett.
Bei Anisopteren hat der Thorax und damit auch die Flugmuskulatur einen viel größeren Anteil am Gesamtkörpergewicht als bei Zygopteren. Die berechnete Flugmuskelmasse von Männchen der Libelluliden *Plathemis lydia* macht bis zu 60

% des Körperfrischgewichts aus (MARDEN 1989). Um meine Daten mit diesen vergleichen zu können, wurde aus dem Verhältnis von Körperfrischgewicht zu Körpertrockengewicht ein Faktor errechnet. Mit diesem Faktor wurden die Trockengewichte der Flugmuskulatur multipliziert, um ein theoretisches Frischgewicht der Flugmuskulatur zu erhalten. Diese Muskelmasse machte im Mittel 29,2 % am Frischgewicht der Männchen von *Calopteryx splendens* aus; der Höchstwert lag bei 37,7 %.

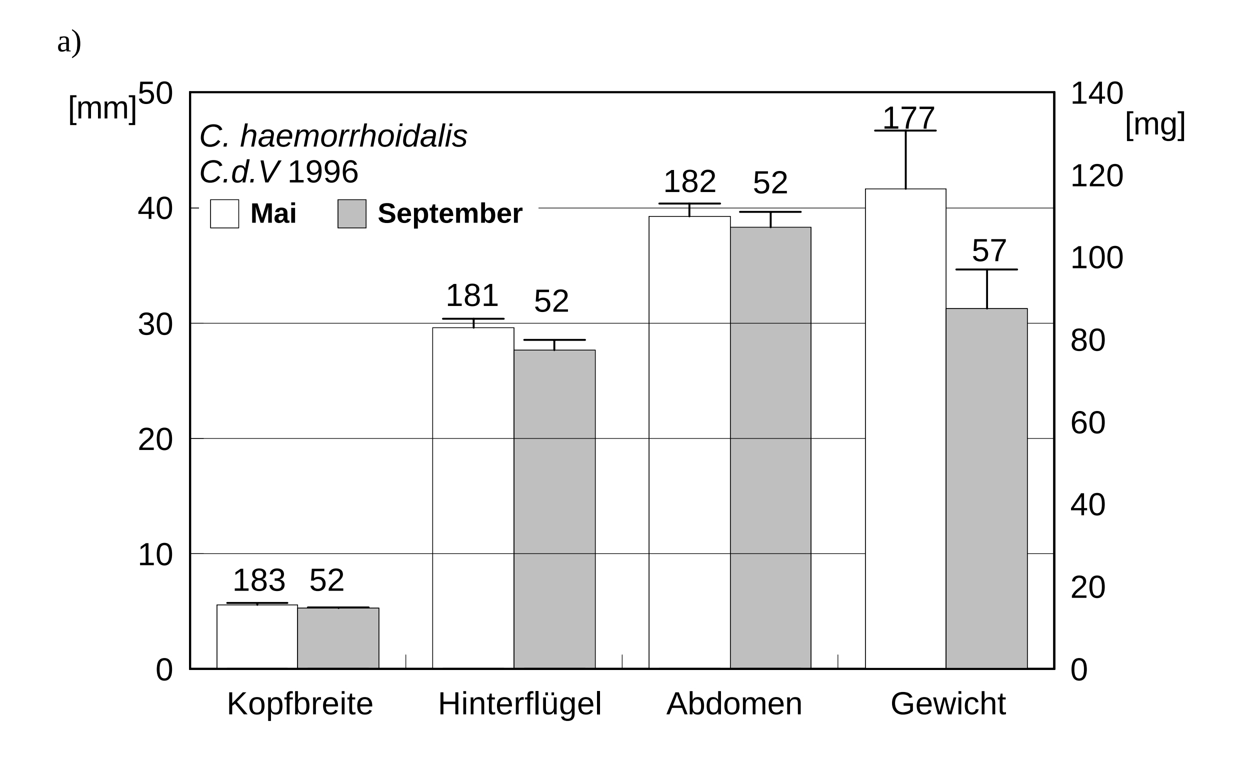
Der Muskelanteil von Libellen, deren Leben sich im Fluge abspielt, ist mit bis zu 60 bzw. 37 % erheblich höher als beispielsweise bei Heuschrecken: bei der kurzflügeligen Form von *Modicogryllus confirmatus* betrug der Metathorax-Flugmuskelanteil 4,2 % des Körperfrischgewichts, während er bei der langflügeligen Form 10,5 % ausmachte (TANAKA & SUZUKI 1998). Wie in der vorliegenden Arbeit zeigte sich auch bei *Modicogryllus confirmatus* ein Zusammenhang zwischen Flügelfläche und Flugmuskelmasse. Das Trockengewicht der Flugmuskulatur von *C. splendens* korrelierte signifikant mit der Fläche aller vier Flügel.

Heuschrecken der Art *Modicogryllus confirmatus* mit kurzen Flügeln werden weniger Strecken zurücklegen und benötigen daher weniger Flugmuskulatur. Bei den Libellen verhält es sich ähnlich: während die Libellulide *Plathemis lydia* ihren Reifefraß im Buschland durchmacht und dann zur Fortpflanzung von See zu See fliegt, schlüpft *C. splendens* an dem Gewässer, an dem sie heranreift und sich fortpflanzt, wobei einzelne Tiere einige wenige Kilometer an dem Fließgewässer entlang wandern können. Die mobile Libellenart hat also mehr Flugmuskulatur, was sich auch in der Fluggeschwindigkeit widerspiegelt: Libelluliden erreichen Höchstgeschwindigkeiten von bis zu 15 m/s, während Calopterigyden nur etwa 5 m/s zurücklegen (RÜPPELL 1989).

Die Ergebnisse der letzten beiden Abschnitte stehen außerhalb des Vergleichs der verschiedenen Libellengruppen. Sie geben jedoch einen Einblick in die morphologischen Parameter, die für fliegende Libellen wichtig sind und werden für spezielle Fragestellungen in den Teilkapiteln 5.4.3 und 7.5 benötigt.

Anhang

a)



b)

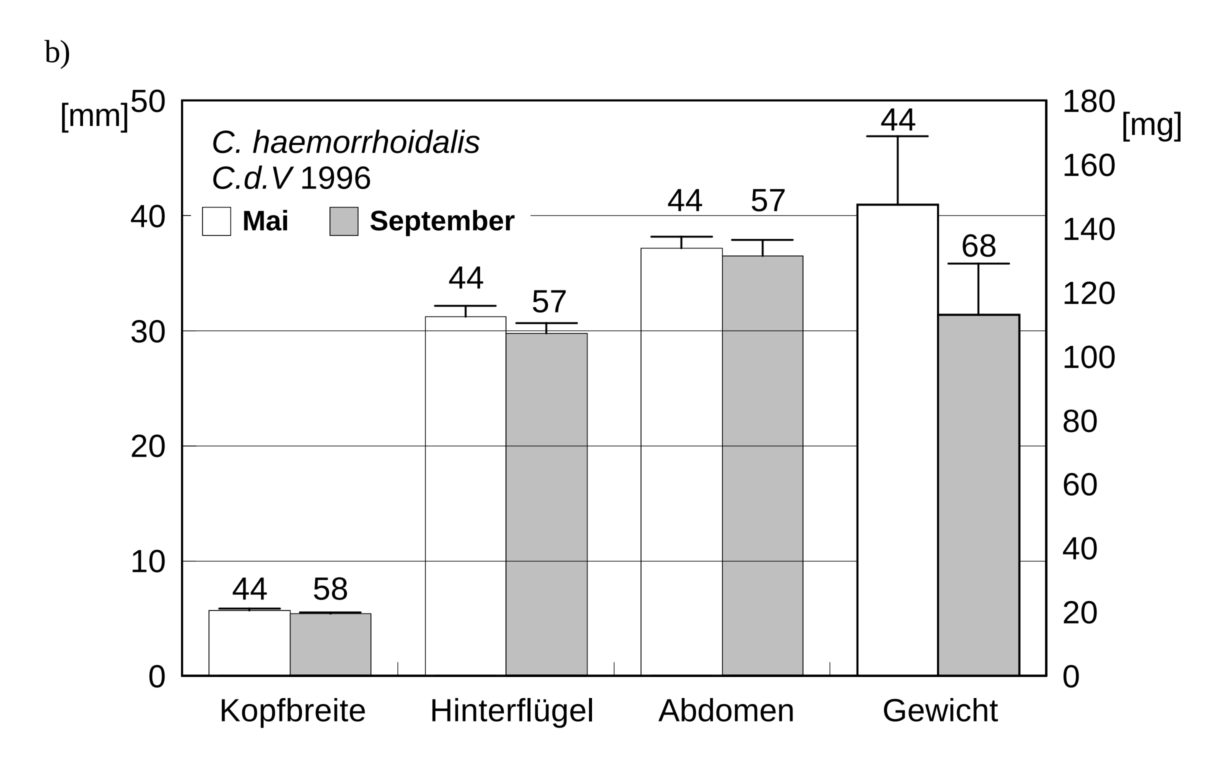
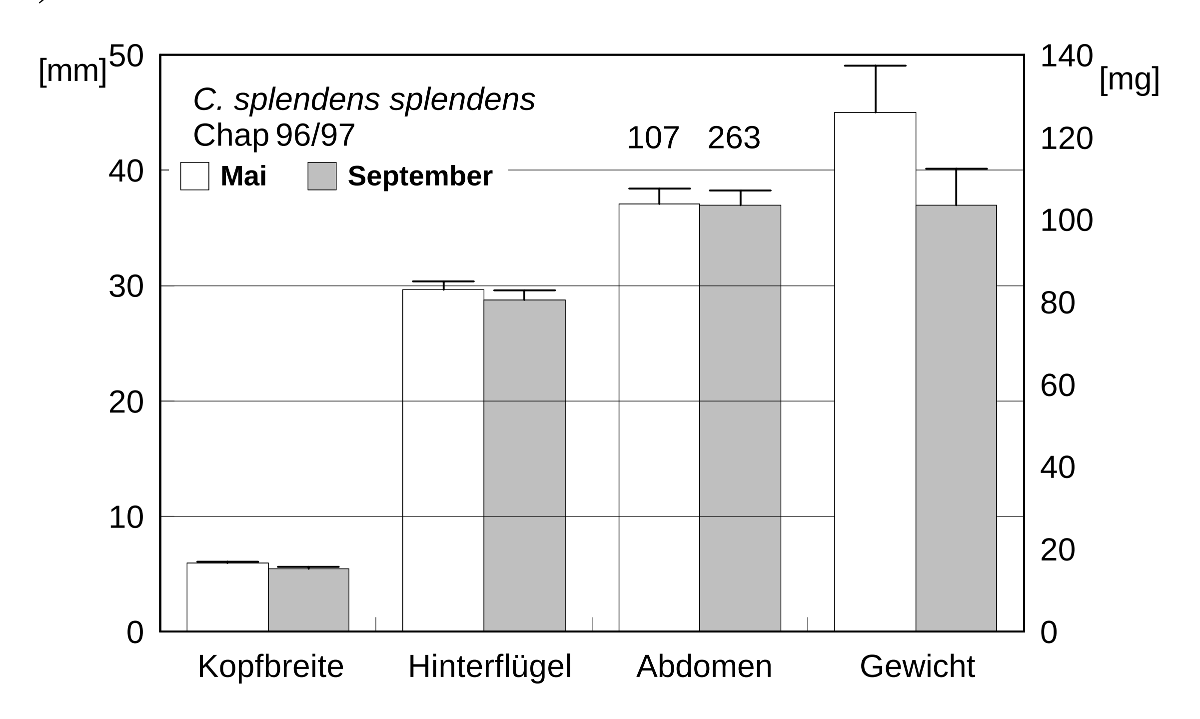


Abb. A1: Mittelwerte und Standardabweichung der Körperparameter Kopfbreite, rechte Hinterflügellänge, Abdomenlänge und Frischgewicht von
a) *C. haemorrhoidalis* **Männchen** am Canal de Vergiére im Mai und September 1996.
b) *C. haemorrhoidalis* **Weibchen** am Canal de Vergiére im Mai und September 1996.
Die Zahlen über den Säulen zeigen den Stichprobenumfang.

a)



b)

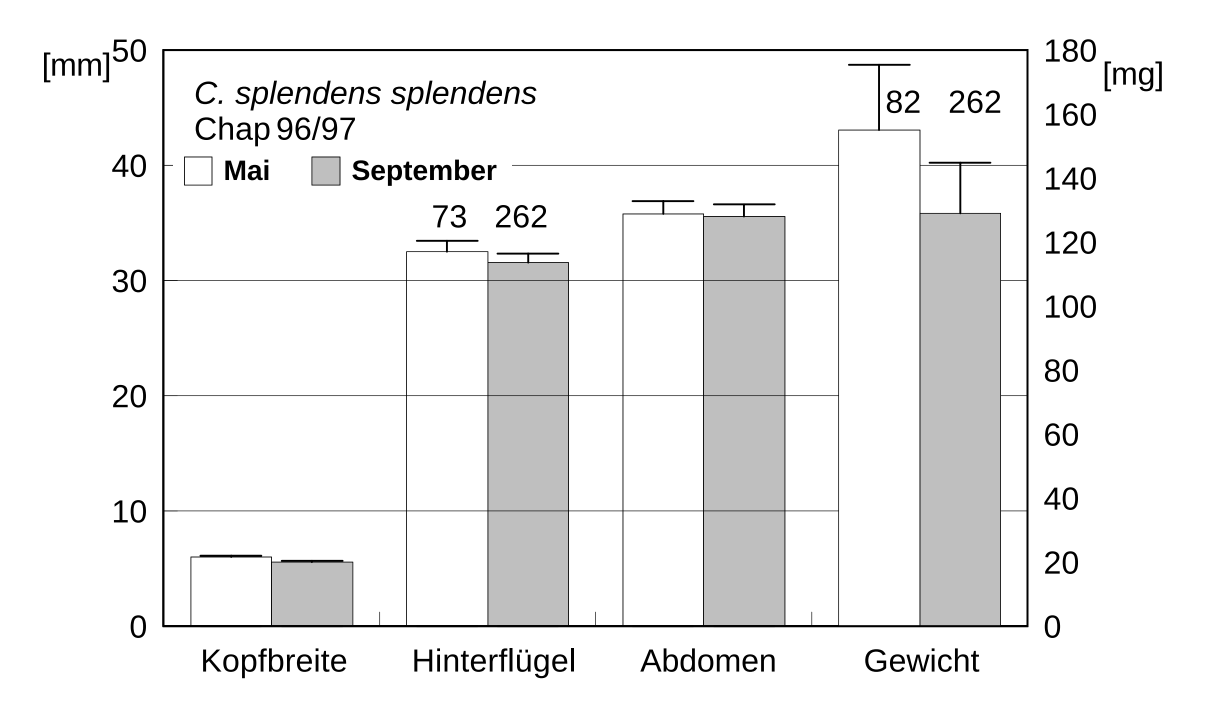


Abb. A2: Mittelwerte und Standardabweichung der Körperparameter Kopfbreite, rechte Hinterflügellänge, Abdomenlänge und Frischgewicht von
a) *C. splendens* **Männchen** an La Chapelette im Mai 1997 und September 1996.
b) *C. splendens* **Weibchen** an La Chapelette im Mai 1997 und September 1996.
Die Zahlen über den Säulen zeigen den Stichprobenumfang.

a)

b)

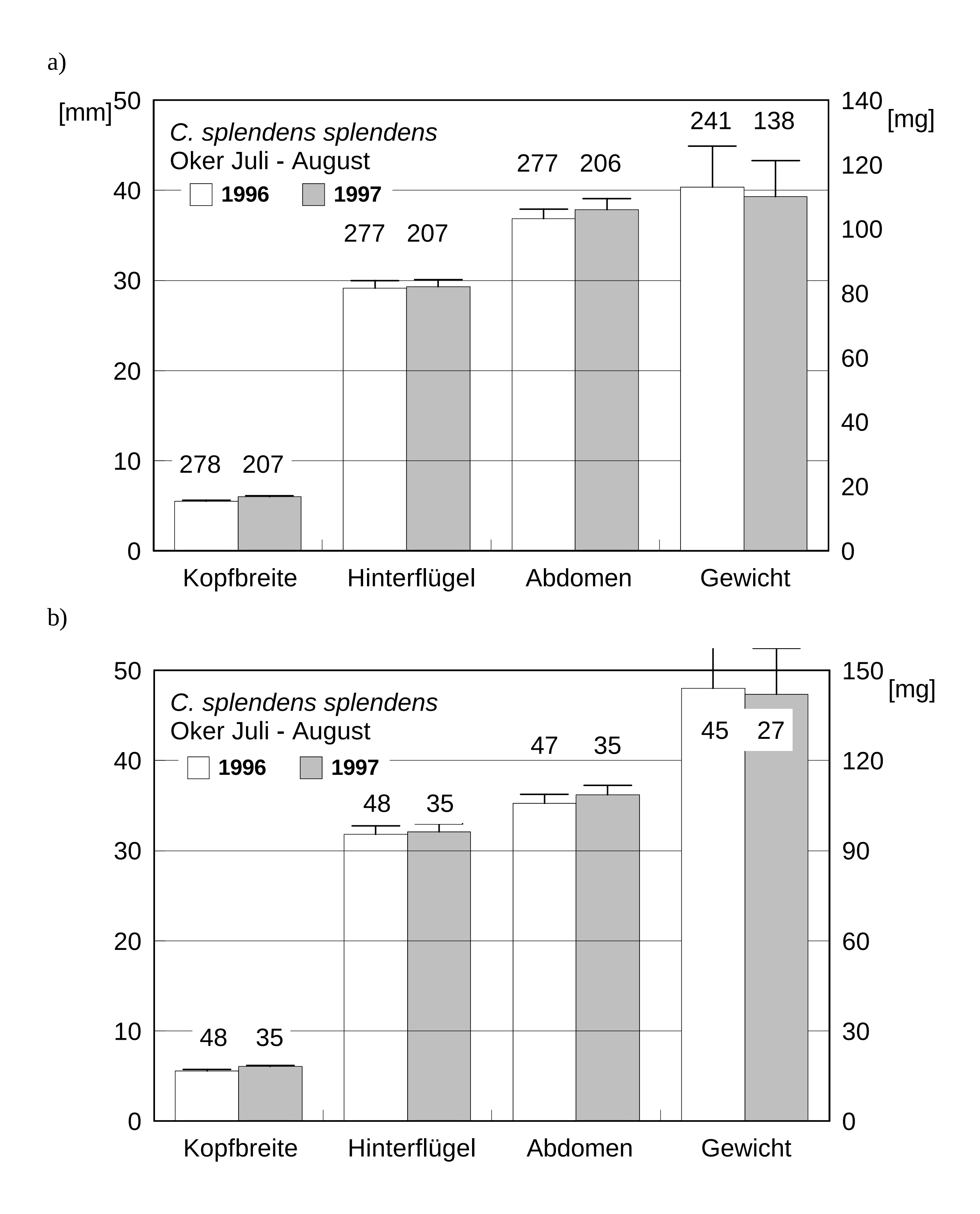


Abb. A3: Mittelwerte und Standardabweichung der Körperparameter Kopfbreite, rechte Hinterflügellänge, Abdomenlänge und Frischgewicht von
a) *C. splendens* **Männchen** an der Oker im Juli bis August 1996 und 1997.
b) *C. splendens* **Weibchen** an der Oker im Juli bis August 1996 und 1997.
Die Zahlen über den Säulen zeigen den Stichprobenumfang.

Tab. A1: Mittelwertvergleiche (T-Test) der Körperparameter Kopfbreite, rechte Hinterflügellänge, Abdomenlänge und Frischgewicht zwischen *C. haemorrhoidalis* Männchen (M) und Weibchen (W) am Gaudre im Mai 1996.

M:W	**Kopfbreite**	**Re Hfllänge**	**Abdomenlänge**	**Gewicht**
Kopfbreite	5,9±0,28 : 6,15±0,19 < (0,004/99%)			
Re Hfllänge		30,79±0,89:32,11±1,06 < (0,000/99%)		
Abdomenlänge			39,36±0,96:37,25±1,89 > (0,000/99%)	
Gewicht				131,06±20,85: 128,56±31,44 =

Tab A2: Mittelwertvergleiche (T-Test) der Körperparameter von *C. haemorrhoidalis* Männchen (M) und Weibchen (W) am CdV im Mai 1996.

M:W	**Kopfbreite**	**Re Hfllänge**	**Abdomenlänge**	**Gewicht**
Kopfbreite	5,55±0,15:5,7±0,15 < (0,000/99%)			
Re Hfllänge		29,6±0,79:31,21±0,92 < (0,000/99%)		
Abdomenlänge			39,27±1,07:37,14±1,03 > (0,000/99%)	
Gewicht				116,43±14,24: 147,32±21,37 < (0,000/99%)

Tab. A3: Mittelwertvergleiche (T-Test) der Körperparameter von *C. haemorrhoidalis* Männchen (M) und Weibchen (W) am CdV im September 1996.

M:W	**Kopfbreite**	**Re Hfllänge**	**Abdomenlänge**	**Gewicht**
Kopfbreite	5,24±0,1:5,41±0,12 < (0,000/99%) N=52:58			
Re Hfllänge		27,65±0,89:29,74±0,89 < (0,000/99%) N=52:57		
Abdomenlänge			38,29±1,34:36,46±1,39 > (0,000/99%) N=52:57	
Gewicht				87,51±9,4: 112,93±15,99 < (0,000/99%) N=57:68

Tab A4: Vergleich der Körperparameter von
a) *C. haemorrhoidalis* Männchen (M) am CdV und Gaudre im Mai 1996
b) *C. haemorrhoidalis* Weibchen (W) am CdV und Gaudre im Mai 1996.

M CdV:MGaud	**Kopfbreite**	**Re Hflländge**	**Abdomenlänge**	**Gewicht**
Kopfbreite	< (0,000/99%)			
Re Hfllänge		< (0,000/99%)		
Abdomenlänge			= (0,696/95%)	
Gewicht				< (0,014/99%)

W CdV:WGaud	**Kopfbreite**	**Re Hfllänge**	**Abdomenlänge**	**Gewicht**
Kopfbreite	< (0,000/99%)			
Re Hfllänge		< (0,010/99%)		
Abdomenlänge			= (0,770/95%)	
Gewicht				> (0,032/95%)

4 Wert des Territoriums und Territoriumstreue von Männchen

4.1 Einleitung

Das Paarungssystem, das unter Calopterygiden verbreitet ist, basiert auf Promiskuität mit Ressourcenverteidigung (*ressource-defense promiscuity*) (EMLEN & OVING 1977, MEEK & HERMAN 1990). Die Männchen besetzen und verteidigen Reviere mit Eiablagesubstraten, in denen die Kopulationen und die Ovipositionen stattfinden (PAJUNEN 1966, HEYMER 1973, WAAGE 1984, PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996).

Für territoriale Arten gibt es Kosten-Nutzen-Modelle, die darlegen, dass es eine optimale Reviergröße geben sollte. Einigen Autoren ist es gelungen, dies zu bestätigen (DILL 1978, PYKE 1979). Sie wird durch die Nahrungsverfügbarkeit, den Rivalendruck, den Bewegungsradius des Revierbesitzers und dessen Zeitbudget beEinflusst (NOLET & ROSELL, 1994).

Bei der vorliegenden Arbeit war das Zeitbudget der Prachtlibellenmännchen im Territorium von Interesse. Publikationen, die sich mit dem Zeitbudget von Tieren beschäftigen, sind selten. Sie sind jedoch wichtig, da jedem Lebewesen nur eine bestimmte Zeit zur Verfügung steht, in der verschiedene Aktivitäten verrichtet werden müssen. Da sich diese Aktivitäten zum Teil gegenseitig ausschließen, muß das Individuum ständig entscheiden, wie viel Zeit und Energie es in das jeweilige Verhalten investieren kann (BLANCKENHORN & VIELE 1999).

Im Vordergrund stand hier die Frage, ob und wie Rivalen und Weibchen das Zeitbudget der Territoriummännchen hinsichtlich verschiedener Verhaltensweisen, die zum Territorialverhalten gehören, verändern. Folgende auffälligen Verhaltens-weisen können im Territorium von Prachtlibellen hauptsächlich beobachtet werden: das Territorium wird gegen Rivalen verteidigt, und es finden Revierflüge zur Inspektion statt. Kommt ein Weibchen in das Territorium, wird es meist angebalzt und die Paarung folgt (HEYMER 1973).

Außerdem sollte geklärt werden, ob Männchen verschiedener Populationen derselben Art unterschiedliche Aktivitätsdichten im Territorium zeigen. Daher wurden die Zeitbudgets von Männchen von *C. splendens* in Norddeutschland und Südfrankreich und dort ebenfalls von *C. haemorhoidalis* aufgenommen. Vergleiche zwischen Populationen, die geographische Variationen im Verhalten zeigen, können wesentliche Einblicke in die adaptive Divergenz, den Genfluss und die

Plastizität in der Determination von Verhaltensmustern in der Evolution vermitteln (FOSTER 1999).

Territorialität ist eine Taktik mit hohen Kosten aber auch hohen Nutzen (*high cost – high yield tactic*): die Verteidigung der Territorien ist energetisch aufwendig, ermöglicht dem Revierbesitzer aber in der Regel eine größere Anzahl von Paarungen als von s*neakern* oder Satteliten erzielt wird (WALTZ & WOLF 1984). Die zu diesem Aspekt bisher publizierten Daten für Calopterygiden differieren erheblich: PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) schätzen den Fortpflanzungserfolg von territorialen Männchen der Art *Calopteryx splendens xanthostoma* auf das Tausendfache eines nicht-territorialen Männchens. FORSYTH & MONTGOMERIE (1987) beobachteten, dass territoriale Männchen von *C. maculata* durchschnittlich 3,9 Kopulationen am Tag erzielten, während s*neaker* im Mittel nur zu 0,14 Paarungen pro Tag kamen. Aber diese Autoren fanden auch heraus, dass der Fortpflanzungserfolg bezogen auf die Lebenszeit *(lifetime reproductive success*) derjenigen Männchen, die auch *"sneaking"* zeigten, fast zweimal so hoch war wie der von Männchen, die territorial waren und kein *sneaking* anwandten. Dieses Ergebnis liegt darin begründet, dass Männchen, die auch *sneaking* zeigen, eine längere reproduktive Lebensspanne haben. Territoriale Männchen müssen um ein Revier kämpfen, um es zu besetzen, und sie müssen es dann je nach Männchendichte ständig gegen Rivalen verteidigen, was Energie kostet und offensichtlich die Lebensdauer reduziert (FINCKE 1997).
Ein weiterer Kostenfaktor sind Prädatoren. Diese sind im Territorium besonders von Nachteil, denn gerade Paarungsverhalten ist mit einem erhöhten Prädationsrisiko verbunden (GWYNNE 1989, LIMA & DILL 1990).
Männchen der meisten Prachtlibellenarten wählen und umkämpfen ein Revier, und im Laufe des Tages müssen sie entscheiden, ob sie in dem Territorium bleiben oder es verlassen. Diese Entscheidung (*decision-making*) hängt von verschiedenen Faktoren wie z.B. Wetterverhältnissen, Störungen durch Rivalen oder Prädatoren und Attraktivität des Revieres für Weibchen ab (HILFERT-RÜPPELL 2000). Auch WOLF et al. (1997) beschreiben diese Einflussgrößen auf die Besetzdauer von Territorien bei der Großlibellenart *Leucorrhinia intacta*. Daneben können aber auch innere Faktoren, wie z.B. Fettgehalt oder Hormone und damit sexueller Antrieb diese Entscheidung beeinflussen. Im Ergebnis sollten sich die Kosten und Nutzen

so ausgleichen, dass der Fortpflanzungserfolg bezogen auf die Lebenszeit (*lifetime reproductive success*) optimiert wird (ANDERSSON 1994) So lassen sich bei verschiedenen Tiergruppen sehr unterschiedliche zeitliche Wechsel in ihren Territoriumsgebieten feststellen: brütende Singvogelmännchen können ihr Territorium bei zwei aufeinanderfolgenden Bruten innerhalb einer Brutsaison wechseln, männliche Bienen (*Xylocopa varipuncta,* Hymenoptera: Antho*phoridae*) wechseln von Tag zu Tag (ALCOCK 1993) und männliche Libellen können mehrfach an einem Tag ihr Territorium innerhalb ihres Fortpflanzungsgebietes verlagern (WOLF et al. 1997). Studien haben gezeigt, dass Individuen dazu tendieren, Territorien von höherer Qualität zu besetzen (LANYON & THOMPSON 1986, TSUBAKI & ONO 1986, BELETSKY & ORIANS 1987, BENSCH & HASSELQUIST 1991, SWITZER 1997). Zahlreiche Publikationen über Vögel belegen, dass deren Reviertreue häufig vom Paarungserfolg beeinflusst wird (Übersicht in GREENWOOD & HARVEY 1982).

In diesem Kapitel der vorliegenden Arbeit soll herausgearbeitet werden, wie Paarungen und Prädatoren den Ressourcenwert eines Reviers verändern und damit die Entscheidung von *C. haemorrhoidalis* und *C. splendens* Männchen beeinflussen, in einem Territorium zu bleiben oder dieses aufzugeben.

Ziel dieses Kapitels ist es, Antworten auf die folgenden Fragen zu finden:

1. Gibt es Unterschiede zwischen den Arten in der Flugdauer und der Dauer der einzelnen Flug-Verhaltenselemente im Territorium?
2. Wie beeinflussen Paarungen und Prädatoren das Verhalten im Territorium?

Ergebnisse

4.2 Vergleich der mittleren Flugdauer im Territorium

Die mittlere Flugdauer von territorialen Männchen von *C. splendens* an der Oker und *C. haemorrhoidalis* am Canal de Vergière in den beobachteten 10-Minuten-Intervallen unterschied sich nicht (Mann-Whitney-U= 2514,5; p= 0,361). Während die Männchen an der Oker im Mittel 106 ± 90 Sekunden (N= 68) in einem 10-Minuten-Intervall flogen, waren die Männchen am Canal de Vergière durchschnittlich 102 ± 104 Sekunden (N= 81) aktiv. Die kleinste Flugdauer lag für *C. splendens* bei 6 Sekunden, die größte bei 484 Sekunden. Die Werte für die *C. haemorrhoidalis* Männchen waren mit 9 bzw. 600 Sekunden ähnlich. Wird jedoch die Dauer der einzelnen Verhaltenselemente innerhalb dieser 10-Minuten-Intervalle betrachtet, so ergeben sich folgende Unterschiede:

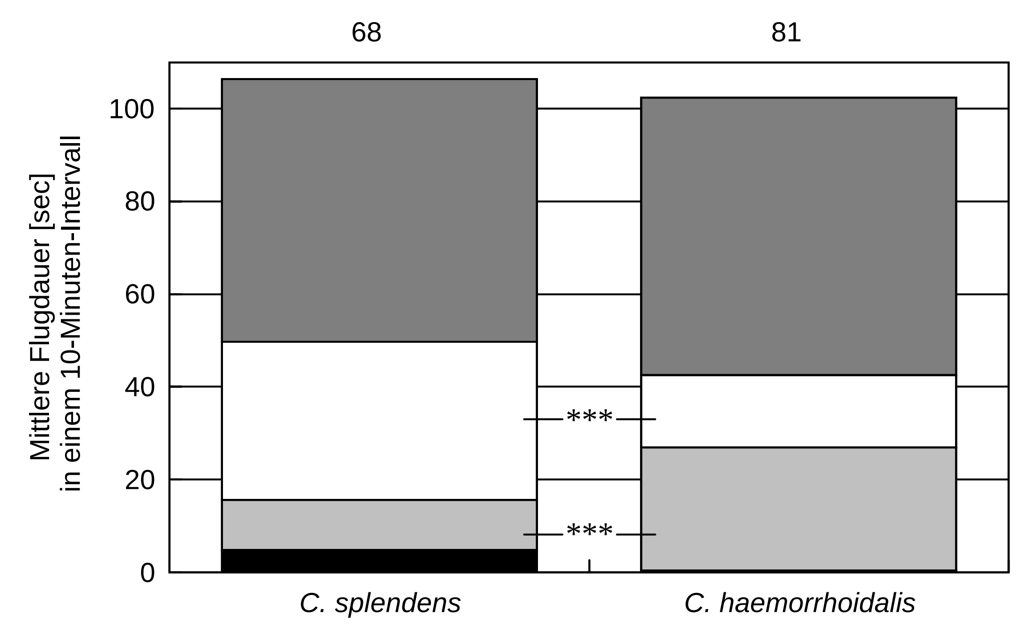
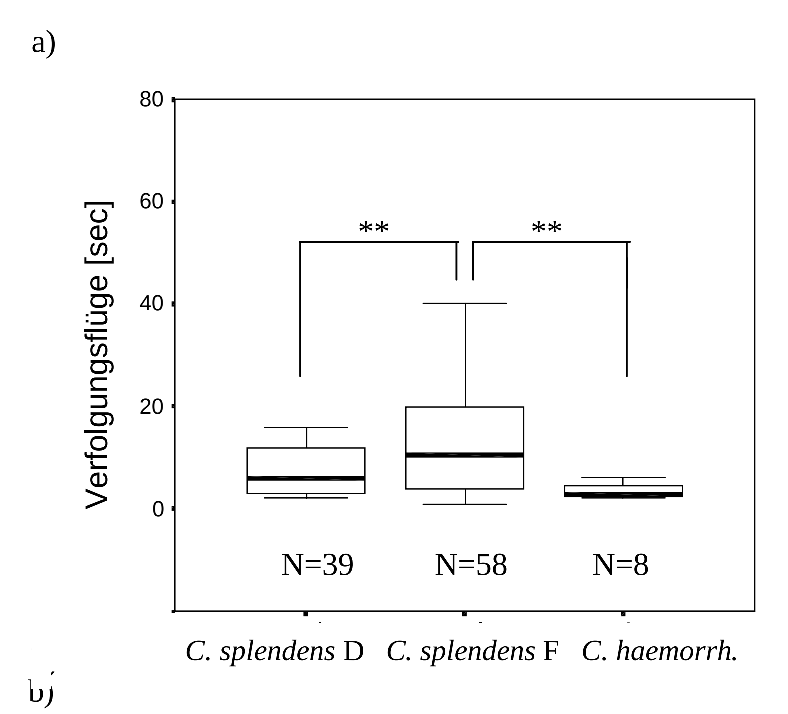


Abb.4.1: Mittlere Flugdauer in Sekunden von territorialen Männchen von *Calopteryx splendens* an der Oker und *Calopteryx haemorrhoidalis* am Canal de Vergière in einem 10-Minuten-Intervall. Die Flüge wurden unterschieden in Verfolgungen von Weibchen (schwarz), Balz (hellgrau), Revierflüge (weiß) und Kämpfe (dunkelgrau). Stichprobenumfang über den Säulen.

C. splendens Männchen an der Oker zeigten in einem 10-Minuten-Intervall im Mittel 8 Revierflüge, die zusammen durchschnittlich 34,1 ± 26,2 Sekunden dauerten (Abb.4.1). Diese unterscheiden sich signifikant von den im Mittel 4 Revierflügen von *C. haemorrhoidalis* Männchen, die mit etwa 15,5 ± 13,27 Sekunden nur etwa halb so lang waren (Mann-Whitney-U-Test; U= 1415,5; p= 0,00). Bei den Kampfflügen ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Prachtlibellenarten (Mann-Whitney-U-Test; U= 1936,0; p= 0,6). *C. splendens* Männchen kämpften in einem 10-Minuten-Intervall durchschnittlich 6 mal, *C. haemorrhoidalis* Männchen nur 3 mal. Jedoch dauerten ihre Kämpfe in der Summe im Mittel 59,9 ± 108 Sekunden, während die Männchen an der Oker trotz doppelt so vieler Kampfflüge in der Summe nur auf 56,6 ± 85 Sekunden Kampfdauer innerhalb eines 10-Minuten-Intervalls kamen (Abb.4.1).

Da Verfolgungs- und Balzflüge auch für *C. splendens* Männchen an La Chapelette aufgenommen wurden, können im Folgenden alle drei Populationen miteinander verglichen werden.

Während *C. splendens* Männchen an der Oker im Mittel einmal Weibchen für durchschnittlich 4,9 ± 7,8 Sekunden in einem 10-Minuten-Intervall verfolgten, verfolgten *C. haemorrhoidalis* Männchen 0,1 Mal nur halb so lang für 0,4 ± 2,7 Sekunden. Statistisch signifikant war jedoch für beide Populationen nur der Unterschied zu den *C. splendens* Männchen an La Chapelette, die im Mittel 5,7 mal Weibchen für in der Summe 14,7 ± 14,2 Sekunden verfolgten (ANOVA, post-hoc-Test nach Tukey; p= 0,007) (Abb.4.2 a).



b)

200
100
0
Balzflüge [sec]
**
***
N=48
N=27
N=60
C. splendens D *C. splendens* F *C. haemorrh.*

Abb.4.2: Dauer von Flügen, bei denen Männchen Weibchen verfolgten (a) und Dauer von Balzflügen (b) von *C. splendens* an der Oker (D), an La Chapelette (F) und von *C. haemorrhoidalis* in 10-Minuten-Intervallen. Stichprobenumfang unter den Plots.

Bei dem Vergleich der Balzflüge ergab sich für *C. haemorrhoidalis* ein signifikanter Unterschied zu den beiden anderen Populationen (ANOVA, post-hoc-

Test nach Tukey; p= 0,00) (Abb.4.2 b): die Männchen der Braunen Prachtlibelle balzten in einem 10-Minuten-Intervall durchschnittlich 4 mal für im Mittel insgesamt 26,6 ± 36,6 Sekunden. Damit zeigten sie in einem 10-Minuten-Intervall fast doppelt bzw. dreimal so häufig Balz wie die Männchen an der Oker bzw. an La Chapelette. Für *C. splendens* Männchen an der Oker konnten nur durchschnittlich 2 Balzflüge mit insgesamt 15,2 ± 15,6 Sekunden Dauer, für *C. splendens* Männchen an La Chapelette nur 0,7 Flüge mit im Mittel 9,1 ± 7,4 Sekunden in einem 10-Minuten-Intervalle festgestellt werden.
Diese großen Unterschiede insbesondere im Balzverhalten wirken sich möglicherweise auf das Erzielen von Paarungen aus.

4.3 Territorialverhalten nach Paarungen

Am 16. Juni 1996 wurde das Verhalten von drei *C. haemorrhoidalis* Männchen in drei benachbarten, ähnlich ausgestatteten Revieren gleichzeitig aufgenommen. Von 11:45 bis 13:45 MESZ balzte ein Männchen (Nr. 102) signifikant kürzer und insgesamt weniger als die anderen beiden (Abb.4.3). Trotzdem konnte Nr. 102 als erster eine Kopulation erzielen. In der darauffolgenden Stunde paarte sich Nr. 102 mit drei weiteren Weibchen, jedoch legten zu dieser Zeit bereits acht Weibchen gleichzeitig Eier in seinem Territorium. Das Männchen griff die Weibchen mehrmals an, es gelang ihm aber nur in zwei Fällen nach der Eiablage auftauchende Weibchen zu ergreifen und mit ihnen zu kopulieren. Insgesamt erzielte Nr. 102 acht Paarungen, während Nr. 112 ebenso wie Nr. 215 sich jeweils zweimal verpaarten. Ein anderes benachbartes Männchen (Nr. 154) konnte an diesem Tag keine Kopulation erreichen.

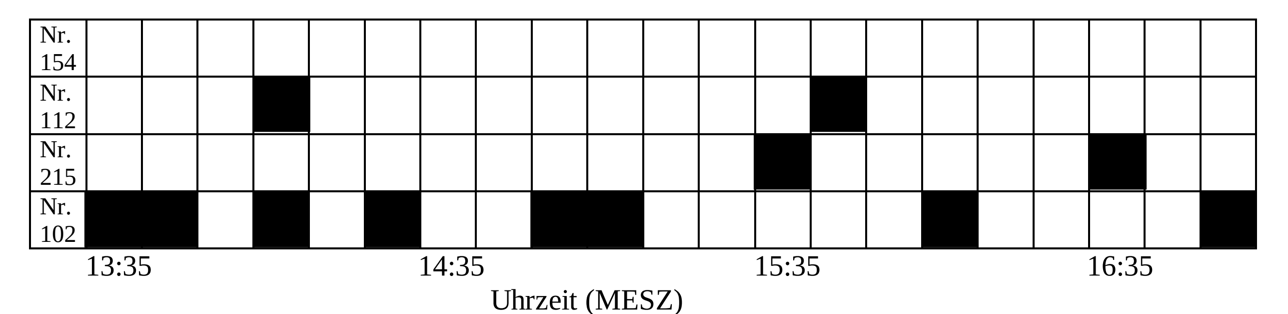


Abb.4.3: Paarungen (schwarze Zellen) von vier benachbarten *Calopteryx haemorrhoidalis* Männchen (mit den Markierungen 154, 112, 215 und 102, hier in der Reihenfolge aufgelistet, in der sie die Reviere besetzt hatten) am 16 Juni 1996 von 13:35 – 16:55 Uhr MESZ an Canal de Vergière in der Crau.

Am nächsten Tag (17. Juni 1996) konnte Nr. 102 bei Beuteflügen am Schlafplatz beobachtet werden (52 Beuteflüge von 9:10 to 10:08 MESZ), bevor er 42 Minuten später territorial wurde als Nr. 112 bzw. 39 Minuten nach Nr. 215. Ein dreistündiges Zeitbudget wurde von 10:10 - 13:10 aufgenommen. Während dieser Zeit zeigte Nr. 102 signifikant weniger Revierflüge ($N=17$, Gesamtdauer 48 Sekunden) als Nr. 112 ($N=24$ mit 77 Sekunden; $U=254.5$; $p<0.05$) und als Nr. 215 ($N=28$ mit 83 Sekunden; $U=219$; $p<0.01$), aber signifikant häufiger Balzflüge. In diesen drei Stunden konnte keine Kopulation beobachtet werden (Tab.4.1).

Tab.4.1: Gesamtdauer der Balzzeit in Sekunden und die Anzahlen von Balzflügen sowie Paarungen von drei benachbarten territorialen Männchen von *C. haemorrhoidalis* während einer zweistündigen Beobachtung am 16. Juni und während drei Stunden am 17. Juni 1996 am Canal de Vergière in der Crau.

Datum und Verhalten	Männchennummern und Verhaltensdauer		
16 Juni	Nr. 102	Nr. 112	Nr. 215
Balzflüge	36 s (N=10)	134 s (N=36)	97 s (N=27)
Paarungen	8	2	2
17 Juni			
Balzflüge	89 s (N=20)	17 s (N=4)	29 s (N=8)
Paarungen	0	0	0

Am Abend, um 18:00 Uhr, als alle Männchen in dem Beobachtungsabschnitt ihre Territorialität bereits eingestellt hatten und zu Beuteflügen übergegangen waren, wurde Nr. 102 handgepaart (s. Material und Methode). Sofort danach zeigte dieses Männchen wieder Sexualverhalten: es war das einzige Männchen, das Weibchen anbalzte und Weibchen bei ihren Beuteflügen verfolgte. Dieses Verhalten konnte etwa 20 Minuten lang beobachtet werden, wobei das Sexualverhalten nach und nach abnahm, während Beuteflüge wieder zunahmen: in den ersten zehn Minuten gab es sechs Männchen-Weibchen Interaktionen, dreimal griff dieses Männchen andere Männchen an und machte vier Beuteflüge; in den nächsten zehn Minuten konnten fünf Männchen-Weibchen Interaktionen, drei Männchen-Männchen Interaktionen sowie zehn Beuteflüge beobachtet werden. In den darauffolgenden 10 Minuten gab es keine Interaktionen mit Weibchen mehr, ein Männchen wurde kurz verfolgt, und es fanden sieben Beuteflüge statt (Abb.4.4).

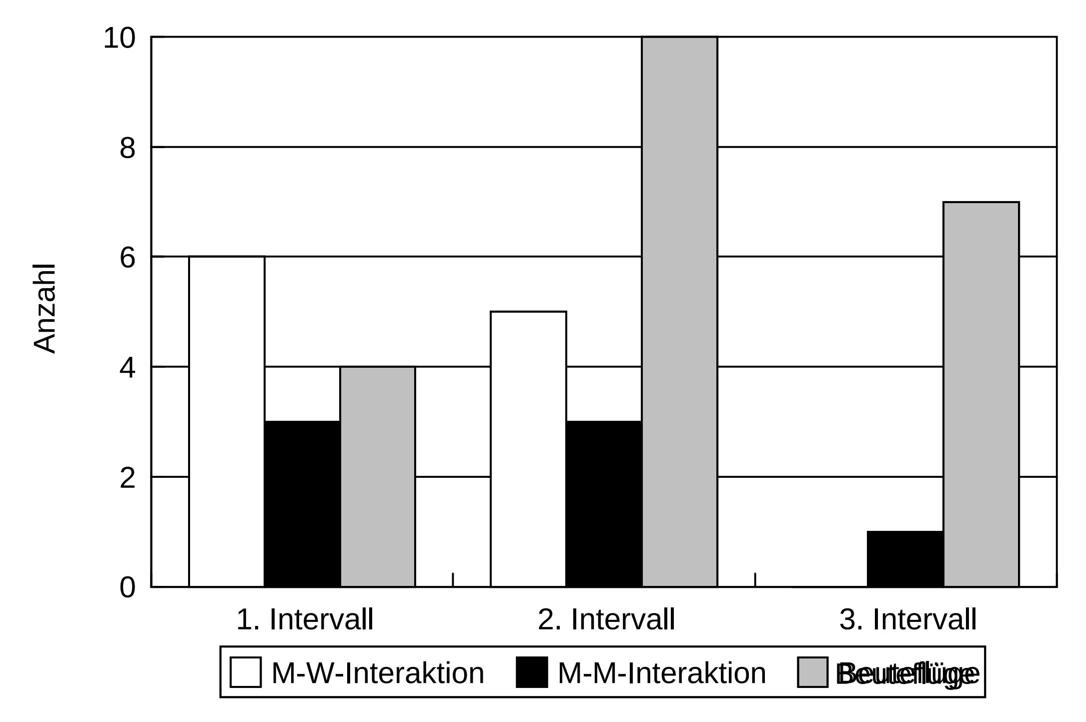


Abb.4.4: Anzahl an Verhaltensflügen eines handgepaarten *C. haemorrhoidalis* Männchens, nachdem alle anderen Männchen ihre Aktivität im Beobachtungsabschnitt am Abend bereits eingestellt hatten. Es wurden Interaktionen zwischen diesem Männchen (M) und Weibchen (W) (Männchen verfolgt oder bebalzt Weibchen), zwischen diesem Männchen und anderen Männchen (Männchen verfolgt Männchen oder kämpft) sowie seine Beuteflüge für 30 Minuten in drei jeweils 10 Minuten-Intervallen nach der Handpaarung aufgenommen.

4.3.1 Zeitliche Folgen von Handpaarungen

Insgesamt wurden 75 Männchen von *C. haemorrhoidalis* und 62 Männchen von *C. splendens* handgepaart. In 81,3 % bzw. 80,6 % folgte eine Paarung. Damit unterschied sich die Erfolgsquote zwischen den beiden Arten nicht (Kontingenztafel, χ^2= 0,1; p= 0,919).

Am Morgen, zwischen 9:00 – 10:00 Uhr, als noch kein Männchen von *C. haemorrhoidalis* territorial war, sondern die Tiere noch Nahrungsflügen am Ufer nachgingen, konnte der Beginn der Territorialität durch eine Handpaarung um bis zu 30 Minuten vorverlegt werden (Mittelwert 21 ± 9 Minuten, N= 8), d.h. die handgepaarten Männchen wurden territorial und erst nach etwa 30 Minuten wurde ein unbeeinflusstes Männchen in einem Revier aktiv. Am Abend, gegen 18:00 Uhr, wenn das Territorialverhalten bereits eingestellt worden war, wurden Handgepaarte wie in dem oben beschriebenen Fall wieder territorial für 15- 50 Minuten (Mittelwert 31 ± 12 Minuten, N= 9).

4.4 Einfluss von Prädatoren

- Grünfrösche

Grünfrösche (*Rana esculenta*) machten an der Oker Jagd auf Prachtlibellen. Beobachtungen vom 05.08. bis 18.08.1996 und die Analyse von Videoaufnahmen zeigten folgendes Beutefangverhalten der 3 zu unterscheidenden Individuen: meist verharrten die Grünfrösche zunächst bewegungslos in den Revieren und wählten dazu häufig Pflanzenstrukturen in Ufernähe zur Tarnung. *C. splendens* Männchen landeten immer wieder auf bevorzugten Sitzwarten meist etwa im Zentrum des Reviers. Waren die Frösche zu weit von dieser Sitzwarte entfernt, schlichen sie sich vorsichtig an die Libellen heran. Dabei bewegten die Frösche im Wechsel jeweils ein Vorderbein und gleichzeitig das Hinterbein auf der gegenüberliegenden Seite. Der Kopf wurde soweit über der Wasseroberfläche gehalten, dass die Augen nicht das Wasser berührten. Dieses Anschleichverhalten war auch zu beobachten, wenn eierlegende Weibchen das Beuteziel waren. Hatten sich die Frösche auf mindestens etwa 15 cm genähert, sprangen sie auf die Beute zu und ließen ihre Zunge gleichzeitig hervorschnellen. Verfehlten sie das Ziel, orientierten sie sich nach einigen Minuten neu. Erbeuteten sie eine Prachtlibelle, stopften sie diese mit einem Vorderbein meist weiter in das Maul und verschluckten sie innerhalb einiger Sekunden.

Insgesamt konnten 26 Fangversuche von Grünfröschen beobachtet werden, von denen 12 erfolgreich waren (Abb.4.5). 13 Prachtlibellen (10 Männchen und 3 Weibchen) wurden erbeutet. Bei einem Beutesprung wurde ein sitzendes Paarungsrad gefangen.

Männchen von *C. splendens* fielen den Fröschen zum Opfer, wenn sie im Revier saßen oder in lokal begrenzte Interaktionen mit Weibchen verwickelt waren, wie bei der Balz, beim Ergreifen von bereits eierlegenden Weibchen auf der Wasseroberfläche oder bei der Kopula (Abb.4.5). Während der Wasserbalz wurden zwei von drei Männchen erbeutet, wohingegen bei der Flugbalz nur eines von drei Männchen sein Leben lassen musste. *C. splendens* Männchen konnten niemals von den Fröschen während eines Kampfes oder Revierfluges gefangen werden.

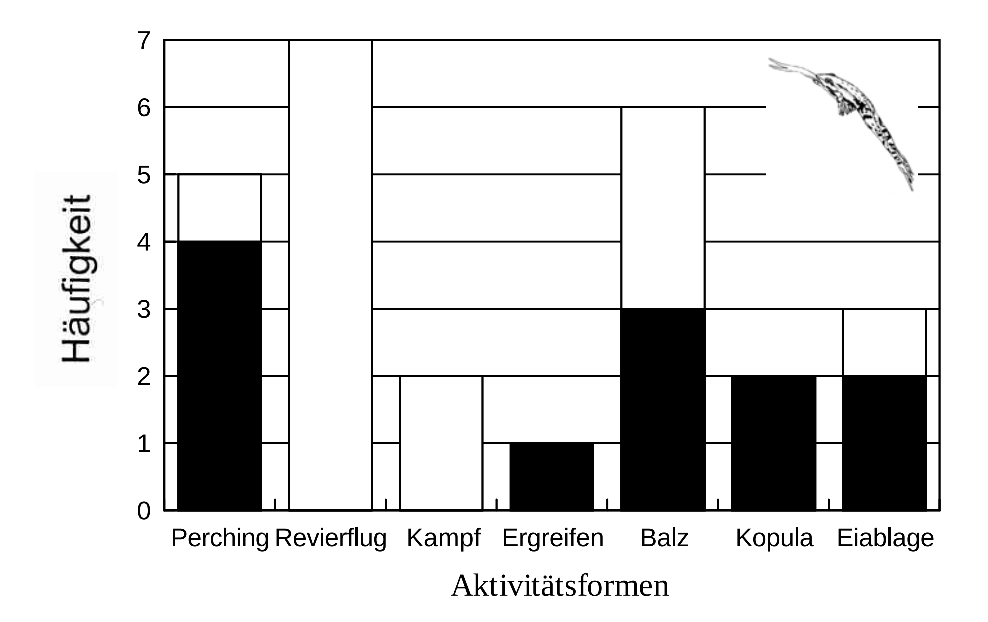


Abb.4.5: Fangversuche (weiße Säulen) und Prädationserfolg (schwarze Säulen) von Grünfröschen (*Rana esculenta*) auf Männchen und Weibchen von *C. splendens* an der Oker bei verschiedenen Aktivitäten im Revier. Weibchen waren nur bei Kopulationen und Eiablagen beteiligt.

Die Reaktionen der Prachtlibellen auf Froschangriffe waren unterschiedlich. Nur ein Männchen reagierte nicht auf den Froschangriff, sondern kämpfte mit einem Rivalen weiter. 54 % der Attackierten (7 von 13) verließen das Revier sofort nach dem Angriff, während rund 38 % (5 von 13) in die Vegetation 50 – 100 cm über der Wasseroberfläche am Rande des Territoriums flogen. In zwei von diesen Fällen konnte so das territoriale Männchen sein eierlegendes Weibchen nicht mehr direkt bewachen und verteidigen, und die Weibchen wurden von sich einschleichenden Rivalen ergriffen und zur Paarung gebracht.

Ein Männchen kopulierte und zeigte danach das Eiablagesubstrat dem sitzenden Weibchen. Dieses wurde dabei vom Frosch attackiert und flog weg. Das Männchen verblieb jedoch in seinem Revier und erzielte 24 Minuten später eine erneute Paarung. Der Frosch sprang noch einmal nach dem Revierbesitzer, verfehlte ihn aber auch dieses Mal. Trotzdem blieb dieses Männchen an diesem Tag in dem Territorium und wurde auch am nächsten Tag der Dominante: es besetzte das Revier als erstes Männchen, verdrängte Rivalen an die Revierränder und kopulierte als erstes in dem Beobachtungsabschnitt.

Die Frösche sprangen dreimal nach eierlegenden Weibchen. Zwei von ihnen wurden erbeutet, das Dritte tauchte sofort nach dem Angtriff zur weiteren Eiablage unter Wasser ab.

- Wasserspinnen

Auch die Fangversuche einer Raubspinne *Dolomedes* spec. (Körperlänge ohne Beine etwa 2 cm) beEinflussten das Territorialverhalten von *C. haemorrhoidalis* Männchen. Eine isolierte von mir gepflanzte Gruppe von Berlen (*Berla aquatica*) bildete den Mittelpunkt eines attraktiven Territoriums im Canal de Vergière. In den Stängeln auf der Wasseroberfläche hielt sich eine Raubspinne auf. Beobachtungen und Videofilmanalysen zeigten, dass die Spinne zunächst unbeweglich lauerte. Dabei wählte sie Plätze direkt am Rande der Pflanze und hob das vordere Beinpaar von der Wasseroberfläche ab. Flog eine Prachtlibelle in unmittelbarer Nähe an der Wasserpflanze vorbei, sprang die Spinne danach.

Eine Raubspinne saß auf der Wasseroberfläche versteckt in den Stängeln von *Berla aquatica*. Auf dieser gleichen Pflanze hatte das territoriale Männchen von *C. haemorrhoidalis* seine Sitzwarte und Weibchen legten hier Eier. Die Spinne sprang 13 Mal nach Männchen von *C. haemorrhoidalis*, die gerade Revierflüge machten, kämpften oder balzten. Der Spinne gelang es jedoch nie, ein Männchen zu erbeuten (Abb.4.6). Ein eierlegendes Weibchen, das gerade an einem Stängel der Berle nach unten kletterte, um unter Wasser zu tauchen, fiel ihr zum Opfer. Am späten Morgen zwei Tage später wurden weitere Weibchenflügel unter der Berle gefunden.

Die Männchen, die von der Spinne verfehlt wurden, reagierten unterschiedlich nach dem Angriff: ein Männchen, das 8 Minuten und zwei weitere Männchen, die 5 bzw. 7 Minuten territorial waren, als die Spinne zum erstenmal nach ihnen sprang, verließen sofort das Territorium. Ein viertes Männchen war seit mehr als drei Stunden territorial, als die Spinne das erste Mal versuchte, es bei einem Revierflug zu erbeuten. Bis zu diesem Zeitpunkt hatte das Männchen 48 Mal für insgesamt 273 Sekunden Weibchen angebalzt. Das Männchen konnte der Attacke ausweichen und blieb territorial. 3 Minuten später sprang die Spinne ein weiteres Mal nach ihm, als es wieder Revierflüge machte und ein drittes Mal 50 Minuten später, als es auf der Wasseroberfläche saß und balzte. Jedes Mal jedoch verfehlte die Spinne das Männchen. Trotz dieser Angriffe blieb es den ganzen Tag in dem Revier, doch bei der Balz oder bei Revierflügen vermied es den Bereich an der Pflanze, in dem die Spinne saß. Das Männchen erzielte an diesem Tag zwei Paarungen und wurde auch wieder Revierbesitzer in den nächsten Tagen.

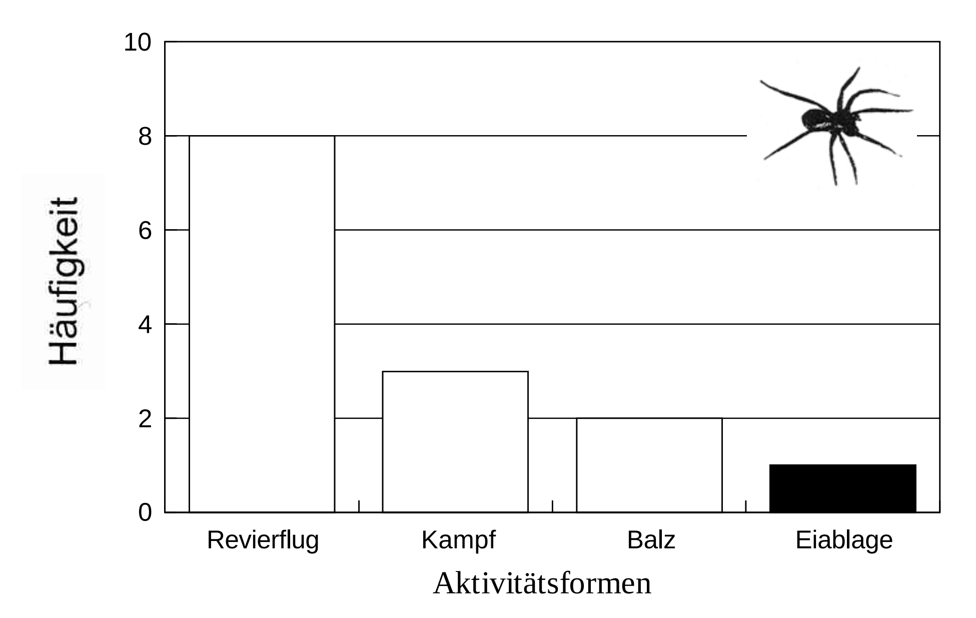


Abb.4.7: Prädationsversuche (weiße Säulen) und Prädationserfolg (schwarze Säulen) einer Wasserspinne (*Dolomedes* spec.) auf Männchen und Weibchen von *C. splendens* an der Oker bei verschiedenen Aktivitäten im Revier. Weibchen wurden nur einmal bei der Eiablage angegriffen.

Folgende Antworten lassen sich auf die eingangs gestellten Fragen geben:

1. Bei der mittleren Flugdauer gab es keine Unterschiede zwischen territorialen Männchen von *C. splendens* und *C. haemorrhoidalis*. Beim Vergleich der Dauer der einzelnen Verhaltenselemente im Territorium zeigten sich Unterschiede in der Anzahl der Revierflüge zwischen *C. splendens* an der Oker und *C. haemorrhoidalis* sowie in den Weibchen-Verfolgungsflügen zwischen *C. splendens* an der Oker und *C. haemorrhoidalis* gegenüber *C. splendens* an La Chapelette.
2. Territoriale Männchen verließen die Reviere nach einem erfolglosen Prädationsversuch durch Grünfrösche und eine Wasserspinne, wenn sie die Territorien erst kurz vor dem Angriff besetzt hatten. Größere Territoriumstreue zeigten Männchen trotz Prädationsversuch, wenn sie zuvor Weibchen in ihrem Revier angebalzt oder auch zur Kopula gebracht hatten.

4.5 Diskussion

Territorialverhalten

FINCKE (1997) unterteilt Libellenarten in zwei Gruppen mit unterschiedlichem Fortpflanzungsverhalten. Es gibt Arten, bei denen die Männchen nicht-territorial sind und nach rezeptiven Weibchen suchen. Bei dem zweiten Fortpflanzungssystem sind die Männchen territorial. Eine Computersimulation von POETHKE & KAISER (1985) zeigt, dass hohe Männchendichten, starkes Aggressionsverhalten zwischen den Männchen und kurze Begegnungen der beiden Geschlechter zwecks Paarung die Bindung von Männchen an bestimmte Plätze fördern und damit die Evolution von Territorialität begünstigen.

Die Dauer, wie lange ein Territorium von ein und demselben Männchen besetzt wird, variiert stark. LINDEBOOM (1996) konnte ein Männchen von *C. splendens* beobachten, dass über 48 Tage ein substratreiches Territorium verteidigte. Bezogen auf einen Fortpflanzungstag konnte ich bei Männchen von *C. haemorrhoidalis* Zeiten zwischen einer guten halben Stunde bis zu 5 Stunden messen, bei *C. splendens* an der Oker ergaben sich Werte zwischen 20 min und sieben Stunden. WOLF et al. (1997) geben für die Großlibelle *Leucorrhinia intacta* Werte zwischen 15 min und 6 Stunden an. Meist wird ein Revier von geringer Qualität verlassen. Diese Qualität wird unter anderem von den Kosten für die Verteidigung gegenüber Eindringlingen und den Kopulationshäufigkeiten beeinflusst (WOLF et al. 1997). Die Qualität des Eiablagesubstrates beeinflusste auf der einen Seite die Anzahl an einfliegenden Weibchen und an Kopulationen, also den Nutzen für das Männchen, positiv. Auf der anderen Seite entstanden aber auch höhere Kosten, da die Dichte an Männchen in guten Gebieten höher war, und es somit zu verstärkten Störungen durch männliche Artgenossen kam. Weibchen und Männchen beeinflussten das Zeitbudget der territorialen Männchen.

Zeitbudgets

Auf Grund der sexuellen Selektion lässt sich folgende Voraussage machen: Weibchen sollten die Zeit maximieren, in der sie versuchen, Energie anzusammeln. Die Zeitbudgets der Nahrungsaufnahme setzen sich in Energiebudgets um, die verschiedene Fitnesskomponenten wie Fruchtbarkeit und Überleben beeinflussen. Männchen hingegen sollten die Zeit zu Paarungen zu kommen maximieren und damit die Zeit, die sie der Nahrungsaufnahme widmen, minimieren

(BLANCKENHORN & VIELE 1999). Diese Annahmen an Dungfliegen (*Scatophaga stercoraria*) gemacht, lassen sich für Calopterygiden bestätigen.

Während die Männchen nach den morgendlichen Beuteflügen am Vormittag ihre Reviere besetzen, erscheinen die Weibchen erst gegen Mittag und vor allem am Nachmittag zur Paarung und Eiablage in den Territorien. LINDEBOOM (1996) verzeichnete bei *C. splendens* Paarungen zwischen 12:00 und 17:00 Uhr. Bis dahin sind die Weibchen in der Ufervegetation verteilt und machen Nahrungsflüge. Sobald sie mit Kopulation und Eiablage fertig sind, fliegen sie wieder in die Ufervegetation, wohingegen die Männchen bei geeigneten Wetterbedingungen bis zum frühen Abend in ihren Revieren bleiben. Zwar fangen die Männchen auch hier ab und zu Nahrung, doch die Intensität des Beutefangverhaltens ist nicht mit dem in den Morgen- und Abendstunden zu vergleichen.
Der Einfluss der Weibchen auf das Zeitbudget der territorialen Männchen zeigt sich bei allen drei Prachtlibellenpopulationen: betrachtet man das Zeitbudget eingeteilt in zwei Gruppen - bis 13:00 Uhr und nach 13:00 Uhr – so verfolgen die Männchen die Weibchen und balzen nach 13:00 Uhr signifikant häufiger, da dann die Weibchen häufiger in den Territorien auftauchen.
C. splendens Männchen an der Oker zeigen nach 13:00 Uhr signifikant mehr Revierflüge als vormittags, bei *C. haemorrhoidalis* Männchen gibt es in den beiden Zeitgruppen keinen Unterschied in der Häufigkeit der Revierflüge. Bei dieser Art lässt das Kampfverhalten nach 13:00 Uhr signifikant nach, während bei *C. splendens* an der Oker kein Unterschied gefunden werden konnte. Das Nachlassen der Kampfhäufigkeit beruhte bei *C. haemorrhoidalis* nicht darauf, dass die Männchen mittags eine Hitzepause einlegten, wie bei WEINHEBER (1992) beschrieben. Meine Untersuchungen fanden nicht im Hochsommer in den Monaten Juli und August statt (s. Material und Methode Tab.2.1), und die Lufttemperaturen waren in den Untersuchungsgebieten in Deutschland und Südfrankreich ähnlich moderat.
Männchen der Großlibellenart *Libellula pulchella* verbringen 32 % ± 33,5 SD ihrer Zeit im Fluge, die durchschnittliche Flugdauer beträgt 82 Sekunden ± 155 SD (MARDEN et al. 1996). Territoriale Männchen von *C. splendens* und auch von *C. haemorrhoidalis* flogen im Mittel nur etwa 106 Sekunden bzw. 102 Sekunden in einem 10 Minuten Intervall, was 17,7 % bzw. 17,1 % der Zeit ausmacht. Diese

Werte sind etwas zu gering, weil Prachtlibellen-Männchen innerhalb des Territoriums hin und wieder die Sitzwarte wechseln oder einen Beutefang machen. Diese Flüge sind im Zeitbudget nicht berücksichtigt worden, sie sind aber von so geringer Dauer, dass sie die Mittelwerte nur wenig verändern würden.

Die Männchen der Großlibellenart verbringen also fast doppelt so viel Zeit im Fluge wie die Prachtlibellenmännchen. Großlibellen sind ausdauerndere Flieger als Kleinlibellen, da die beiden Gruppen einen unterschiedlichen Flugapparat aufweisen. Anisopteren haben mehr Muskeln im Thorax, wobei der Leistungsgrad von Muskeln bei 20% liegt (HEINRICH 1981), und sie können energiesparender große Flugstrecken zurücklegen als Zygopteren (RÜPPELL 1989).

Bei der mittleren Flugdauer im Territorium in einem 10-Minuten-Intervall konnten also zwischen territorialen *C. splendens* Männchen an der Oker und *C. haemorrhoidalis* keine Unterschiede gefunden werden. Werden die Zeitbudgets aber nach einzelnen Verhaltensweisen aufgeteilt und erneut verglichen, so zeigen sich signifikante Unterschiede bei den Revierflügen: Männchen an der Oker flogen doppelt so häufig und auch doppelt so lange ihr Revier ab wie Männchen am Canal de Vergiére. ALCOCK (1989) fand für eine Libellulidenart (*Brechmorhoga pertinax*) heraus, dass die Länge des täglichen Territorialverhaltens mit dem Typ der Hauptaktivität variiert: Männchen, die viele Revierflüge machten, blieben im Mittel nur 0,9 Stunden im Revier, während Männchen, die die meiste Zeit auf einer Sitzwarte saßen, das Territorium durchschnittlich 5 Stunden besetzten.

Das Sichern der Reviergrenzen ist insbesondere bei hohen Männchendichten wichtig (CONRAD & HERMAN 1987). Die Prachtlibellendichte war an der Oker bei *C. splendens* um ein vielfaches höher als am Canal de Vergiére bei *C. haemorrhoidalis*. Dies zeigt sich auch in der Kampfhäufigkeit: während die Männchen an der Oker im Mittel sechsmal in einem 10-Minuten-Intervall kämpften, hatten Männchen am Canal de Vergiére nur halb so viele Auseinandersetzungen.

Auf Weibchen im Territorium reagierten die territorialen Männchen unterschiedlich. Am Häufigsten und Ausdauernsten verfolgten Männchen von *C. splendens* an La Chapelette Weibchen mit im Mittel 14,7 ± 14,2 Sekunden und balzten mit durchschnittlich 9,1 ± 7,4 Sekunden am wenigsten in einem 10-Minuten-Intervall. Männchen von *C. splendens* an der Oker verfolgten kürzer (8,5 ± 7,8 Sekunden) und balzten länger (15,2 ± 15,6 Sekunden). Männchen von

C. haemorrhoidalis verfolgten fast gar nicht die Weibchen (durchschnittlich 0,4 ± 1,5 Sekunden), balzten dafür aber am häufigsten (im Mittel viermal) für insgesamt im Mittel 26,6 ± 36,6 Sekunden in einem 10-Minuten-Intervall. Diese Balzwerte für *C. haemorrhoidalis* sind etwas höher als die von CÓRDOBA-AGUILAR (2000) für die gleiche Art beobachteten. Der Autor stoppte bei Balz ohne nachfolgende Kopula im Mittel 3,1 ± 1,4 Sekunden, wenn eine Paarung folgte durchschnittlich 4,9 ± 2,5 Sekunden. Die Unterscheidung in diese beiden Balzgruppen wurde in der vorliegenden Auswertung der Daten nicht vorgenommen, da es darum ging, herauszufinden, wie sich die Flugaktivität der Männchen in 10-Minuten-Intervallen unterscheidet. Teilt man die im Mittel 26,6 Sekunden Balz, die sich aus 4 Balzereignissen in einem 10-Minuten-Intervall ergeben, so ergibt sich ein Wert von etwa 8 Sekunden pro Balzflug. Dieser ist etwa doppelt so hoch wie der von CÓRDOBA-AGUILAR (2000) gemessene, was an Dichteunterschieden liegen kann. Bei hoher Dichte balzen auch Männchen von *C. haemorrhoidalis* manchmal nicht mehr, sondern ergreifen die Weibchen zur Kopula ohne Balz (KESERÜ 1992, CORDERO 1999).

In meinen Untersuchungsjahren war die Dichte am Canal de Vergière gering, so dass bei *C. haemorrhoidalis* Männchen ausschließlich das in vielen Lehrbüchern (z.B. HEYMER 1973) für Prachtlibellen als typisch beschriebene Fortpflanzungsverhalten mit Balzverhalten zu beobachten war. Bei den beiden *C. splendens* Populationen lösten die Weibchen zwar auch manchmal Balzverhalten aus, viel häufiger war jedoch das Verfolgen von Weibchen und der Versuch zu beobachten, eine Kopula ohne Balz zu erlangen. Auch hier zeigt sich wieder der Einfluss der Männchendichte. Bei hoher Männchendichte bricht das Territorialsystem zusammen und Männchen zeigen alternatives Fortpflanzungsverhalten (s. Kap. 6). Aber nicht nur das Balzverhalten wirkt sich auf das Erzielen von Paarungen aus. Werden Weibchen von *C. splendens* von Männchen ohne Balz angeflogen und versuchen diese, das Weibchen zu ergreifen, lassen die Weibchen sich häufig in die Vegetation fallen oder versuchen, zu fliehen. Nicht-paarungsgestimmte Weibchen von *C. haemorrhoidalis* hingegen wehren Männchen, die sich ihnen nähern, meistens durch heftiges Flügelschlagen und Hochbiegen des Abdomens ab. Dieses hier wirksame Abwehrverhalten würde bei *C. splendens* Männchen wahrscheinlich oft keine erfolgreiche Selbstverteidigung darstellen, da die Männchen hier insbesondere bei hoher Dichte intensiver

versuchen, die Weibchen zur Paarung zu bringen und sich manchmal sogar hinter dem Weibchen her in die Vegetation fallen lassen, um sie dort ergreifen zu können.

Territoriumsqualität

Die Qualität eines Territoriums wird von mehreren Faktoren bestimmt. Eine wichtige Einflussgröße ist die Anzahl von Weibchen, die in dem Territorium zur Paarung erscheinen. Findet in dem Revier anschließend auch die Eiablage statt, sollte ein attraktives Eiablagesubstrat wertvoller für das Männchen sein als eine einzige Paarungspartnerin (FINCKE et al. 1997). Daher bewachen territoriale Männchen ihre Partnerin im allgemeinen ohne Körperkontakt (*non-contact guarding*) bei der Oviposition, um sich ihre Vaterschaft zu sichern. Durch dieses Verhalten ist es dem Männchen möglich, sich mit weiteren Weibchen zu paaren, auch wenn die vorherige Partnerin noch mit der Eiablage beschäftigt ist.
TSUBAKI & ONO (1986) fanden heraus, dass Männchen der Libellulidenart *Nannophya pygmaea* standorttreuer in bevorzugten Territorien mit hoher Qualität sind. Diese guten Gebiete ziehen aber auch mehr Rivalen an, so dass die Verteidigungskosten mit der Revierqualität ansteigen (EWALD & CHARPENTIER 1978). Die Kosten für den Besitz dieser frequentierten Territorien werden noch erhöht, da Prädatoren oft gerade diese als Jagdgebiete auswählen.
Territoriale Männchen müssen daher ständig wachsam sein und ihr Revier gegen Eindringlinge verteidigen (ALCOCK 1979). Auch hier sind die kurze Paarungsdauer und das *non-contact guarding* von Vorteil, denn so kann der Territoriumsbesitzer Kontrahenten aus seinem Revier vertreiben. Häufig sind dazu Kämpfe nötig, die Energie und Zeit kosten (CORBET 1999). Daher beeinflusst die Begegnungsrate mit Rivalen ebenfalls die Territoriumsqualität.
Weibchenpräsenz und Prädatoren werden in dem folgenden Abschnitt detailliert besprochen.

Weibchenpräsenz

Die Güte eines Reviers wird maßgeblich durch die Anzahl von Weibchen, die es anzieht, beeinflusst, denn die Fitness eines Männchens variiert direkt mit der Weibchen- bzw. Paarungsanzahl (WALTZ 1982). Individuen nutzen ihren eigenen Paarungserfolg, um die Qualität eines Territoriums abzuschätzen, wie SWITZER (1997) für *Perithemis tenera* beschreibt. Hier verließen diejenigen Männchen

häufiger Reviere, wenn die Weibchen vorsichtig vertrieben und die Männchen damit davon abgehalten wurden, sich zu paaren, als Männchen, die zur Kopulation kamen. Der Autor nimmt an, dass die Habitatstruktur und die Präsenz von Artgenossen Hinweise zur Abschätzung der Habitatqualität geben können. Die beste Information sei jedoch der Reproduktionserfolg. Diese Annahme wird durch die Ergebnisse dieser Arbeit unterstützt: Paarungen (entweder unbeeinflusst oder durch *hand-pairing*) ließen zuvor unterlegene Männchen Kämpfe gewinnen und dominant in einem Territorium werden, womit sie ihre Chance, sich anschließend erneut zu verpaaren, erhöhten. Nach Kopulationen veränderte sich das Zeitbudget territorialer Männchen von *C. splendens* signifikant. *Hand-pairing* verlängerte am Abend bzw. verschob den Beginn von Territorialität früher in den Morgen. Mit diesem Verhalten dehnten Männchen die Möglichkeit zur Kopula aus.

ALCOCK (1987) und WAAGE (1987) haben gezeigt, dass eine größere Anzahl von Prachtlibellenweibchen von Eiablagesubstraten höherer Qualität angezogen werden. Weiterhin zieht die Anwesenheit von Weibchen an Eiablageplätzen weitere Weibchen an (RÜPPELL, pers. com.; WAAGE 1987), möglicherweise auf Grund der Territoriumsqualität, der Männchenqualität oder der verminderten Prädation in der Gruppe (MARTENS 1992, 1996, REHFELDT 1990, 1995).

Einfluss von Prädatoren

Insbesondere territoriale Männchen von *Calopteryx haemorrhoidalis* sind einem erhöhten Prädationsrisiko durch Webspinnen ausgesetzt, da sie sich durch ihre erhöhte Flugaktivität häufiger in Spinnennetzen verfangen REHFELDT (1995). Bei meinen Beobachtungen wurden territoriale Männchen von *Calopteryx splendens* nur beim Ansitz (*perching*) und bei Interaktionen mit Weibchen von Grünfröschen gefangen. Der Fangerfolg der Frösche ergibt sich aus der räumlichen Verteilung der Geschlechter bei *C. splendens* – die territorialen Männchen sitzen über der Wasseroberfläche in der Erreichbarkeit der Frösche, während die Weibchen am Flussufer in der Vegetation meist in einem Meter Höhe oder noch höher sitzen und nur zur Paarung und Eiablage in den Aktionsradius der Frösche gelangen.

Auch GWYNNE (1989) sowie LIMA & DILL (1995) fanden heraus, dass Paarungsverhalten ein höheres Prädationsrisiko nach sich zieht. Hingegen waren bei meiner Untersuchung Frösche niemals erfolgreich, während die

Prachtlibellenmännchen kämpften oder ihr Revier abflogen. Nach einem erfolglosen Froschsprung verließen mehr als die Hälfte der Prachtlibellenmännchen das Revier, wahrscheinlich weil die Kosten (der mögliche Tod) den Nutzen (die mögliche Paarung) übertrafen. Diejenigen Männchen, die das Revier nach dem missglückten Prädationsversuch des Frosches nicht verließen, wählten alle – bis auf ein Männchen – eine höhere Sitzwarte als vor dem Angriff am Rande des Territoriums. Damit hatten sie aber eine längere Flugstrecke zu den Eiablagesubstraten im Revier zurückzulegen, und zwei Weibchen wurden dadurch bei der Eiablage von anderen Männchen ergriffen und zur Paarung gebracht. Männchen von *C. splendens* können bis zu 98 % des Spermas ausräumen, das sich in den Speicherorganen der Weibchen von einer vorangegangenen Paarung befinden kann (vergl. Kap. Kopulationen, LINDEBOOM 1996, LINDEBOOM 1998). Damit waren die Kosten für die Männchen, die ihr Weibchen an andere Männchen verloren, sehr hoch, denn sie mussten damit auch ihre mögliche Vaterschaft einbüßen. Da die durchschnittliche Paarungsanzahl von Prachtlibellenmännchen in guten Revieren 2 –3 pro Tag beträgt (HILFERT-RÜPPELL unpubl., WALDECK 2002), war dies die Hälfte bzw. ein Drittel des täglichen Reproduktionserfolges.

Ein anderes Männchen, das nach einer Kopula Zeuge eines Prädationsversuches auf seine Partnerin wurde, verblieb in dem Territorium. Nach einer weiteren Kopulation mit einem anderen Weibchen entkam er selbst einem Froschangriff. Trotzdem blieb dieses Männchen auch weiterhin in diesem Revier und wurde auch am nächsten Tag hier der dominante Territoriumsbesitzer. Offensichtlich bewertete das Männchen seinen Kopulationserfolg höher als die Sicherheit vor einem Prädator und blieb nicht nur in dem Revier, sondern kehrte sogar am nächsten Tag zurück.

Die Beutefangeffizienz von *Rana esculenta* auf *C. splendens* ist mit 50% sehr hoch. REHFELDT (1991) beobachtete bei demselben Prädator auf die Kleinlibellenart *Coenagrion puella* bei der Eiablage eine Erfolgsquote von nur 24%. Hier findet die Oviposition nach dem “Coenagrion-Typ“ statt: das Männchen bewacht seine sitzende Partnerin meist senkrecht über ihr stehend im Tandem (*contact guarding*). Daher kann das Männchen einen Prädator gut wahrnehmen und häufig rechtzeitig mit dem Weibchen fliehen (REHFELDT 1991). *Contact guarding* bietet damit beiden Partnern einen Vorteil: das Männchen bewacht sein Weibchen vor

Übernahmen durch andere Männchen und erneuter Kopulation. Das Weibchen verschwendet keine Zeit und Energie bei Belästigungen durch andere Männchen und ist besser vor Prädation geschützt. Prachtlibellenweibchen werden von ihren Männchen nicht im Tandem bei der Eiablage bewacht (*non-contact guarding*), da die Männchen in dieser Zeit ihr Revier nicht verteidigen könnten. Die Frösche konnten bei meinen Beobachtungen zwei von drei Weibchen bei der Eiablage erbeuten. Die frühzeitige Erkennung des Fressfeindes durch das Männchen entfällt hier also, und die Weibchen saßen zur Eiablage direkt auf der Wasseroberfläche an submersen Pflanzen oder tauchten zum Teil gerade unter Wasser ab, was eine Flucht erschwerte.

Frösche gehören jedoch offensichtlich zu den erfolgreicheren Beutegreifern von Libellen. So konnte ZEISS (1998) lediglich eine Beutefangeffizienz von 4,5% von Rückenschwimmern (*Notonecta glauca*) auf *C. puella* bei der Eiablage festmachen. Auch die bei dieser Untersuchung beobachtete Spinne (*Dolomedes spec.*) erbeutete nur in einem Fall ein Weibchen von *C. haemorrhoidalis*, was eine Erfolgsquote von 7% bei allen beobachteten Angriffen auf beide Geschlechter ergibt. Dabei war der einzige Sprung auf das eierlegendes Weibchen sogleich erfolgreich. An einem anderen Tag deuteten Weibchenflügel unter der einzigen Sitzwarte im Revier, die somit auch als Eiablagesubstrat diente, auf einen weiteren Prädationserfolg hin. Offenbar waren auch für die Wasserspinne eierlegende Weibchen die leichtere Beute.

Erfolglose Angriffe der Wasserspinne beeinflussten das Verhalten von Männchen von *C. haemorrhoidalis*: alle Männchen, die erst einige Minuten territorial in dem Revier geworden waren, als die Spinne versuchte, sie zu greifen, verließen das Gebiet sofort. Ein Männchen jedoch, das für über drei Stunden territorial gewesen war und vier Weibchen angebalzt hatte, als die Spinne das erste Mal nach ihm sprang, blieb in dem Revier. Dieses Männchen zeigte wahrscheinlich größere Territoriumstreue, weil es gesehen hatte, dass das Revier attraktiv für Weibchen war. Außerdem kannte es das Territorium so gut, dass es den gefährlichen Bereich, in dem der Prädator saß, bei Revierflügen und bei der Balz aussparen konnte. Der "*trade-off*" für dieses Männchen war trotz der Anwesenheit des Prädators positiv. Nach vergeblichen Spinnenattacken erzielte das Männchen zwei Kopulationen, was es veranlasste, dieses Revier auch die nächsten zwei Tage für sich zu beanspruchen. Auch hier wurden die möglichen Kosten von den anderen Männchen, die das

Revier erst kurz vor dem ersten Spinnensprung besetzt hatten, scheinbar so hoch kalkuliert, dass sie es nach dem Angriff vorzogen, dieses zu verlassen. Zu diesem Zeitpunkt hatte bei keinem der Männchen ein Weibchen das Revier besucht, was die Entscheidung vielleicht hätte beeinflussen können.

Diese Ergebnisse zeigen, dass Prachtlibellenmännchen die Qualität ihres Territoriums einschätzen können. Der Mechanismus der Entscheidung, weiter in einem Revier zu verbleiben oder dieses zu verlassen, ist wahrscheinlich ein *trade-off* zwischen Kosten und Nutzen. Die wichtigen Schlüsselfaktoren für die Territoriumstreue der Männchen sind in Abb. 4.8 zusammenfassend dargestellt.

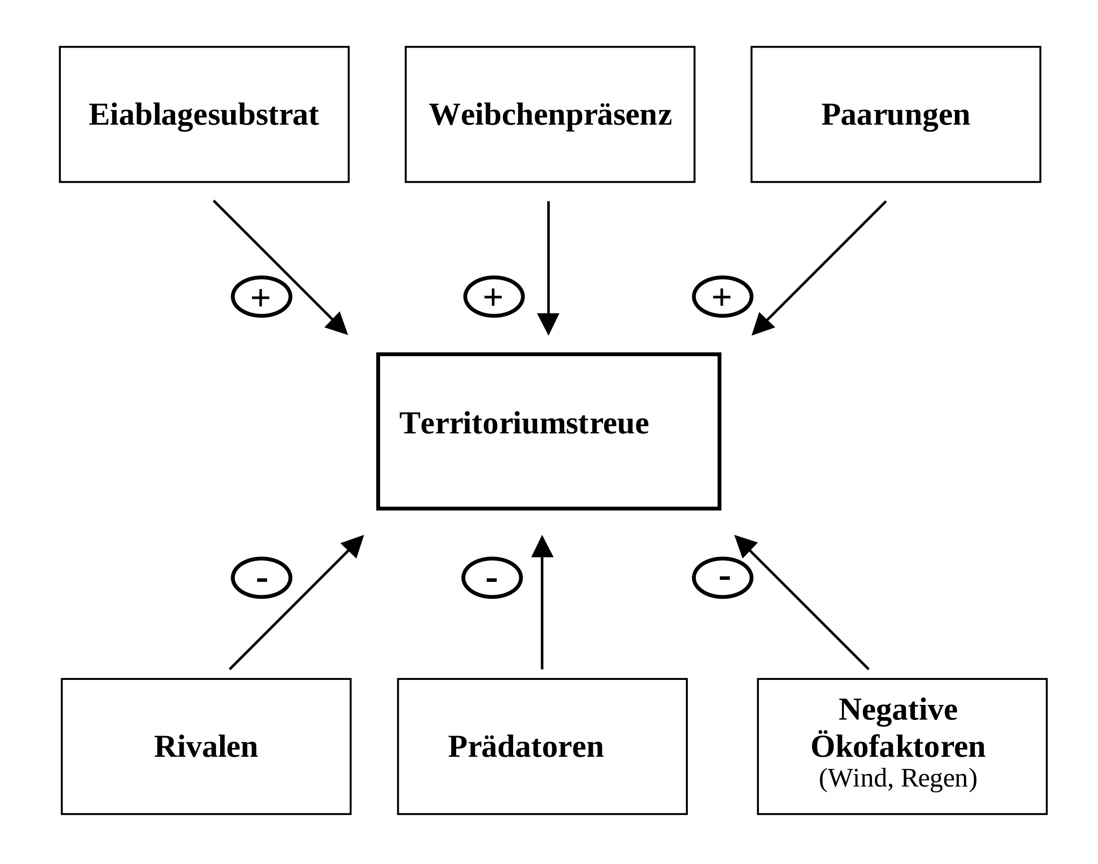


Abb.4.8: Faktoren, die die Territoriumstreue, wie in Material und Methode definiert, von Prachtlibellenmännchen positiv (+), bzw. negativ (-) beeinflussen. In der vorliegenden Arbeit wurden Paarungen und Prädatoren in Gänze, Weibchenpräsenz und Rivalen über die Zeitbudgets (ausgedrückt in Balz bzw. in Kampfflügen) teilweise, Eiablagesubstrate und negative Ökofaktoren überhaupt nicht untersucht.

5 Welche Faktoren beeinflussen den Paarungserfolg?

5.1 Einleitung

Bei der Fortpflanzung existiert meist ein Interessenskonflikt zwischen Männchen und Weibchen. Männchen besitzen eine große Anzahl an Spermien. Weibchen hingegen verfügen häufig nur über eine begrenzte Anzahl an Eiern. So können Weibchen ihren Reproduktionserfolg durch eine gute Qualität ihres Paarungspartners erhöhen, während Männchen ihren Reproduktionserfolg durch eine zunehmende Anzahl von Paarungspartnerinnen vergrößern können (QVARNSTRÖM & FORSGREN 1998).

Auch bei Libellen besteht ein Interessenskonflikt zwischen den beiden Geschlechtern hinsichtlich der Paarung (WAAGE 1984). Im Folgenden wird die Paarung von Prachtlibellen beschrieben und der Intersessenskonflikt näher beleuchtet:

Die Kopulation bei Prachtlibellen kann in verschiedene Phasen eingeteilt werden (LINDEBOOM 1996). Nach der Tandembildung füllt das Männchen Sperma aus einem Spermavesikel in sein sekundäres Kopulationsorgan auf (Kopulationsphase I, Praekopula). Danach erfolgt die Radbildung. Zuerst räumt das Männchen dann den Samen, der durch eine vorhergehende Kopula bereits in dem Weibchen sein kann, aus (Kopulationsphase II). Erst dann füllt es seinen eigenen Samen ein (Phase III).

Prachtlibellenmännchen können an einem Tag mehrere Kopulationen erzielen. Ihr Fortpflanzungssystem wird als ressourcenverteidigende Polyandry beschrieben (MEEK & HERMAN 1991). In ihren Revieren balzen die Männchen der meisten Prachtlibellenarten Weibchen an und kopulieren mit ihnen (HEYMER 1973). Neben diesen Paarungen mit Balz finden aber auch vor allem bei hohen Männchendichten am Fortpflanzungsgewässer Kopulationen ohne vorhergehende Balz bei *C. splendens* statt (HILFERT & RÜPPELL 1997). Allgemein können Libellenweibchen jedoch eine Kopulation verhindern, denn das Paarungsrad kann nur mit Kooperation des Weibchens gebildet werden (FINCKE 1997). Bei der Balz vor einer Paarung kann das Weibchen die Qualität des Männchens und des Reviers prüfen. Werden Weibchen ohne Balz ergriffen, ist das nicht möglich. Die Frage, warum Weibchen dann dennoch zum Erreichen des Paarungsrades mithelfen, ist bis heute nicht beantwortet worden. CORDERO (1999) nimmt an, dass Weibchen Nutzen aus diesen Kopulationen ziehen können. So ist es denkbar, dass eine

Weigerung der Weibchen einen höheren Energieverlust bedeuten könnte als eine erneute Kopulation. Tatsächlich beobachtete er, dass die Männchen häufig ihre Weibchen bei der anschließenden Eiablage bewachten, so wie es Männchen nach einer Paarung mit vorhergehender Balz ebenfalls meist tun. Damit können die Weibchen bewacht Eier legen. Bei hoher Männchendichte gelingt das häufig nur für einige Minuten, denn häufig werden eierlegende Weibchen von fremden Männchen ohne Balz ergriffen (HILFERT & RÜPPELL 1997). Möglicherweise liegt der Nutzen von Libellenweibchen aber auch darin, Sperma von verschiedenen Männchen zu bekommen. Damit könnten sie eine höhere Fitness erreichen, weil die genetische Vielfalt das Überleben von wenigstens einigen Nachkommen wahrscheinlicher macht (FINCKE 1997). Einen weiteren Nutzen sieht diese Autorin für Libellenweibchen darin, dass Männchen, die Weibchen ergreifen können, in guter physischer Kondition sind und somit auch gute Gene bieten.

Männchen haben nur dann Nutzen von Paarungen ohne Balz, wenn das Weibchen ohne weitere Kopulation zur Eiablage kommt, denn die Eier werden erst bei der Eiablage befruchtet (WAAGE 1979 a). Bis dahin wird der Samen in den Weibchen in der Samentasche (Bursa copulatrix) und den paarigen Samenschläuchen (Spermatheken) gelagert. Bei einer Paarung entfernt das Männchen bei bereits begatteten Weibchen zuerst den fremden Samen aus dem Weibchen (WAAGE 1979 a). Dazu benutzt es zwei fadenförmige Fortsätze an der Spitze des sekundären Kopulationsapparates. Erst nach diesem Ausräumen füllt das Männchen seinen eigenen Samen ein. Eine Vaterschaft ist ihm also erst dann gesichert, wenn das Weibchen die Eier legt, ohne zuvor mit einem anderen Männchen kopuliert zu haben. Dieser würde sonst wiederum den Samen des ersten Männchens ausräumen, welches damit die Kosten der Paarung zu tragen, aber keinen Nutzen hätte.

Ziel dieses Kapitels ist es, Antworten auf die folgenden Fragen zu finden:

1. Ist die Dauer von Paarungen auf den Vorgang des Samenersatzes zurückzuführen, oder beeinflussen andere Faktoren die Kopulationslänge?
2. Ist die Balz entscheidend für den Paarungserfolg?
3. Verändern erfolgreiche Kopulationen das Verhalten von Männchen? Sowohl eine Abnahme als auch eine Zunahme der Fortpflanzungsaktivität wäre denkbar.
4. Kopulieren die Prachtlibellenarten im Enclosure? Wenn ja, sind alle Männchen gleich erfolgreich im Erzielen von Kopulationen und wovon wird der Kopulationserfolg im Enclosure beeinflusst?
5. Beeinflussen Weibchenentzug und das Geschlechterverhältnis im Enclosure die Aktivität der Männchen?

Ergebnisse

5.2 Dauer von Kopulationen und ihrer Phasen im Freiland

Die Kopulationen nach vorhergehender Balz am Tage dauerten bei *C. splendens* an der Oker und *C. splendens* an La Chapelette im Mittel knapp 2 Minuten, bei *C. haemorrhoidalis* durchschnittlich 2,5 Minuten (Tab.5.1). Damit unterschieden sich die Paarungen von *C. haemorrhoidalis* signifikant in ihrer Länge von denen von *C. splendens* in Südfrankreich und in Deutschland. Hingegen unterschieden sich die Kopulationsdauer von *C. splendens* an La Chapelette und an der Oker nicht (ANOVA, post-hoc-Test nach Tukey).

Tab.5.1: Mittlere Kopulationsdauer ± SD (zweite Spalte) nach vorhergehender Balz am Tag, Beobachtungsanzahl (N, dritte Spalte), sowie die Ergebnisse der ANOVA (post-hoc-Test nach Tukey) (fünfte bis siebte Spalte) beim Vergleich der Mittelwerte der Paarungsdauer *C. splendens* an der Oker (*C.spl.* Oker) und an La Chapelette (*C.spl.* Chap.) sowie von *C. haemorrhoidalis* (*C.h.*)

Art	**Kopulations -dauer [sec]**	**N**	**Test gegen**	**Mittlere Differenz [sec]**	**Standard-Fehler [sec]**	**Signifikanz**
C.splendens **Oker**	166,6 ± 43,7	100	*C. spl.* Chap. *C.h.*	5,57 -27,44	10,53 11,54	0,86 0,05
C.splendens **Chap.**	111, 0± 43,7	25	*C. spl.* Oker *C.h.*	- 5,57 -33,01	10,53 14,13	0,86 0,05
C.haemorr-hoidalis	144,1± 64,9	20	*C. spl.* Oker *C. spl.* Chap.	27,44 33,01	11,54 14,13	0,05 0,05

Den Großteil der Kopulationszeit beanspruchte dabei das Samenausräumen aus dem Weibchen, das bei *C. splendens* an der Oker knapp 92,7 %, bei *C. splendens* an La Chapelette 90,3 % und 91,7 % bei *C. haemorrhoidalis* ausmachte (Tab.5.2). Das Samenauffüllen hatte bei *C. splendens* an der Oker nur einen Anteil von rund 2,3 %, 2,7 % bei der gleichen Art an La Chapelette und bei *C. haemorrhoidalis* 3,6 %; die Samenübertragung ins Weibchen bei *C. splendens* an der Oker etwa 5 %,

7 % an La Chapelette und bei *C. haemorrhoidalis* knapp 4,8 % Anteil an der Gesamtdauer der Paarung.

Tab.5.2: Dauer der verschiedenen Kopulationsphasen nach Handpaarung bei *Calopteryx splendens* (*C.spl.*) an der Oker und an La Chapelette (Chap) sowie bei *C. haemorrhoidalis* (*C.h.*) am Canal de Vergière und am Gaudre. Angegeben sind Mittelwert ± Standardabweichung, Minimal - und Maximalwert jeweils in Sekunden sowie der Stichprobenumfang (N). Für den statistischen Vergleich wurde eine ANOVA herangezogen.

Dauer der	***C. splendens* (Oker)**	***C. splendens* (Chap)**	***C. haemorrhoidalis***
Spermaübertragung ins sekundäre Kopulationsorgan	3.9 ± 1.8 [sec] 2; 11 [sec] N= 27	3.6 ± 0.6 [sec] 3; 4.5 [sec] N= 14	6.8 ± 2.3 [sec] 4; 15 [sec] N= 46
Spermaentfernung aus dem Weibchen	159.7 ± 61 [sec] 65; 269 [sec] N= 23	120.0 ± 39 [sec] 74; 195 [sec] N= 8	175 ± 71 [sec] 45; 340 [sec] N= 27
Spermaübertragung ins Weibchen	8.7 ± 3.6 [sec] 4; 17 [sec] N= 24	9.3 ± 3.1 [sec] 5; 16 [sec] N= 12	9.1 ± 4.6 [sec] 3; 25 [sec] N= 27
Zeit pro 10 Pumpbewegungen zur Spermaentfernung	15.4 ± 4.4 [sec] 11; 25 [sec] N= 19	15.0 ± 4.5 [sec] 7; 22 [sec] N= 9	15.9 ± 4.9 [sec] 10; 33 [sec] N= 25

Statistisch (ANOVA) gab es keinen Unterschied zwischen *C. splendens* an der Oker und La Chapelette sowie *C. haemorrhoidalis* hinsichtlich der Dauer des Spermaausräumens aus dem Weibchen, der Dauer des Spermaeinfüllens in das Weibchen und der Dauer (Sekunden) pro 10 Pumpbewegungen (Tab.5.2). Lediglich die Dauer der Spermaübertragung in das sekundäre Kopulationsorgan unterschied sich signifikant (ANOVA und post-hoc-Test nach Tukey mit Daten, die logarithmiert wurden) und ist daher in Abb.5.1 dargestellt. So dauerte dieser Vorgang bei den Männchen von *C. splendens* durchschnittlich nur 3,9 Sekunden an der Oker bzw. 3,6 Sekunden an La Chapelette, während die Männchen von *C. haemorrhoidalis* im Mittel 6,8 Sekunden benötigten.

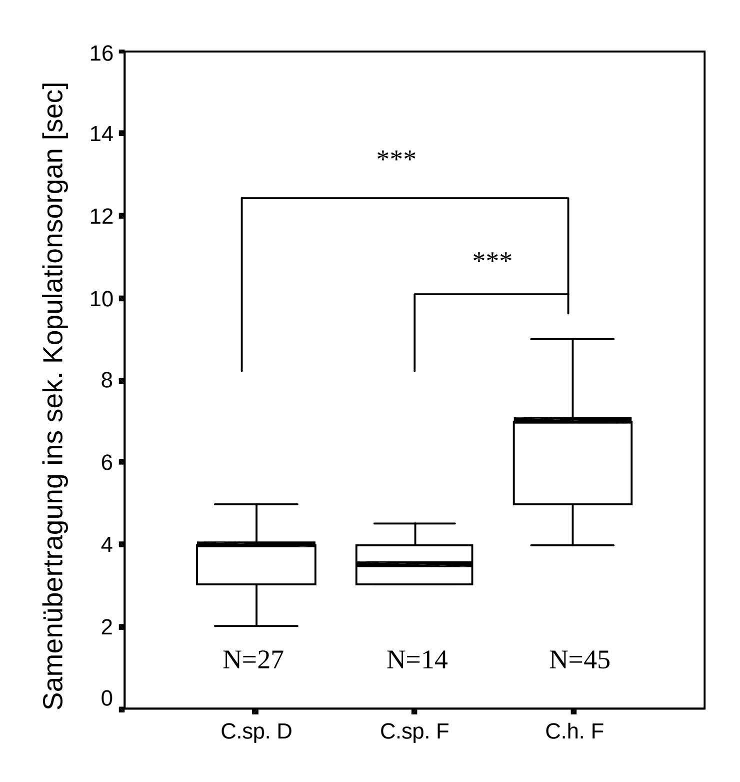


Abb.5.1: Mittlere Dauer der Samenübertragung ± SD ins sekundäre Kopulationsorgan bei Männchen von *C. splendens* an der Oker (C.sp.D), *C. splendens* an La Chapelette (C.sp.F) sowie Männchen von *C. haemorrhoidalis* (C.h.F).

5.3 Kopulationen im Tagesverlauf

Die Paarungen waren bei allen drei untersuchten Prachtlibellenpopulationen nicht gleichmäßig über den Tag verteilt (Abb. 5.2). Beim Aufwärmen am Morgen mit zunehmenden Beutefängen fanden sowohl bei *C. splendens* an der Oker als auch an La Chapelette einige wenige Kopulationen statt. In den jeweils ersten beiden Stunden der Untersuchungstage von 9:00 bis 10:00 konnten bei *C. splendens* an der Oker 5 Kopulationsversuche mit zwei Erfolgen von insgesamt 166 Paarungen (was 6% entspricht), bei *C. splendens* an La Chapelette ebenfalls 6 Kopulationsversuche mit drei Erfolgen von insgesamt 58 Paarungen (was 5,2% entspricht) beobachtet werden. Etwa ab 10:00 Uhr begannen die Männchen Reviere zu besetzen, in denen sie an der Oker an Schönwettertagen bis etwa 18:00 Uhr, an La Chapelette ca. bis 17:00 verblieben.

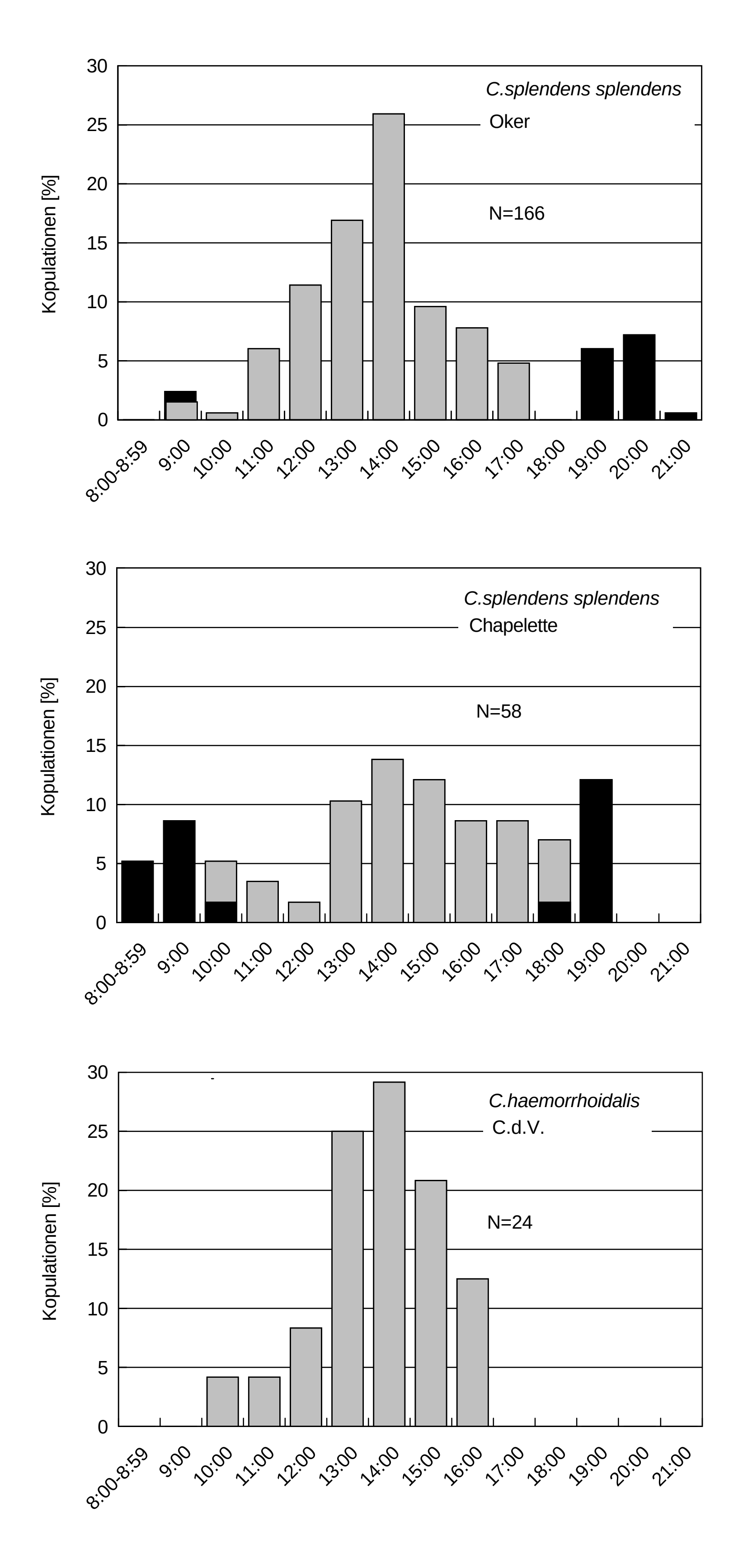


Abb.5.2 : Kopulationen am Tage (graue Säulen) und am Schlafplatz (schwarze Säulen) in Prozent im Tagesverlauf 1996 und 1997 bei *C. splendens* an der Oker und an La Chapelette sowie bei *C. haemorrhoidalis* am Canal de Vergière. N= Stichprobenumfang.

Da der Sonnenaufgang aber in Deutschland zu einer anderen Tageszeit als in Südfrankreich stattfindet (Tab.5.3), ist es sinnvoll, die Uhrzeiten, bei denen Kopulationen stattfanden, auf “Stunden nach Sonnenaufgang” zu beziehen.

Tab.5.3: Uhrzeit der Sonnenaufgänge und Sonnenuntergänge sowie die Tageslänge von Mitte Juni bis Mitte September in Norddeutschland und Südfrankreich (Quelle: http://www.met.fu-berlin.de).

Monat	**Norddeutschland**			**Südfrankreich**		
	Sonnen -aufgang Uhrzeit	-untergang Uhrzeit	Tageslänge [Std./ Min.]	Sonnen -aufgang Uhrzeit	-untergang Uhrzeit	Tageslänge [Std./ Min.]
Mitte Juni	04:45	21:20	16/35	05:20	21:10	15/50
Mitte Juli	05:00	21:30	16/30	05:55	21:15	15/20
Mitte August	06:00	20:45	14/45	06:30	20:30	14/00
Mitte September	06:45	19:30	12/45	07:10	19:45	12/30

Danach sammelten sich beide Geschlechter an Schlafplätzen, wo es vereinzelt zu Paarungen kam (s. Kap. 5.4.1). Bei *C. haemorrhoidalis* beschränkte sich die Fortpflanzungsaktivität auf die Tagesstunden zwischen 10:00 und 17:00 Uhr.
Die erste Kopulation am Morgen fand bei *C. splendens* an der Oker um 08:55 Uhr, bei *C. splendens* an La Chapelette um 08:16 und bei *C. haemorrhoidalis* um 10:24 Uhr statt. Am Abend konnte die letzte Kopulation bei *C. splendens* an der Oker um 21:34 Uhr, bei *C. splendens* an La Chapelette um 19:55 Uhr und bei *C. haemorrhoidalis* um 16:56 beobachtet werden.

Auf Stunden nach Sonnenaufgang bezogen fand die erste Kopulation am Morgen bei *C. splendens* an der Oker nach 3 Stunden und bei *C. splendens* an La Chapelette schon nach gut einer Stunde statt. Bei *C. haemorrhoidalis* konnte die erste Kopulation 6 Stunden nach Sonnenaufgang beobachtet werden. Am Abend kopulierte *C. splendens* an der Oker noch 16 Stunden nach Sonnenaufgang, *C. splendens* an La Chapelette nach fast 13 Stunden und *C. haemorrhoidalis* nach gut 11,5 Stunden.
Da die Varianz der Kopulationen im Tagesverlauf bezogen auf die Uhrzeit bei den drei Populationen so unterschiedlich groß war, sollten statistische Unterschiede mit

dem F-Test aufgedeckt werden: *C. splendens* an der Oker unterscheidet sich signifikant im Kopulationsverhalten bezogen auf Stunden nach Sonnenaufgang von *C. splendens* an La Chapelette (F= 0,564; p= 0,0389) und von *C. haemorrhoidalis* (F= 5,355; p<0,001). Ebenfalls signifikant waren diese Unterschiede zwischen *C. splendens* an La Chapelette und *C. haemorrhoidalis* (F= 9,486; p<0,001). Im Mittel kopulierte *C. splendens* an der Oker nach mehr als 9,5 Stunden nach Sonnenaufgang, an La Chapelette knapp 8 Stunden und *C. haemorrhoidalis* nach 9 Stunden nach Sonnenaufgang.

5.4 Die Lufttemperatur beeinflusst die Paarungsdauer

Die Lufttemperaturen, bei denen Kopulationen von den beiden *C. splendens* Gruppen am Tag stattfanden, unterschieden sich nicht. *C. splendens* an der Oker paarte sich im Mittel bei 25,8°C, *C. splendens* an La Chapelette kopulierte bei 25,5°C (Abb.5.2). Damit unterschieden sie sich jedoch signifikant von den Lufttemperaturen, bei denen Kopulationen *C. haemorrhoidalis* zu beobachten waren, die im Mittel 28,9°C benötigte (ANOVA, post-hoc-Test nach Tukey).

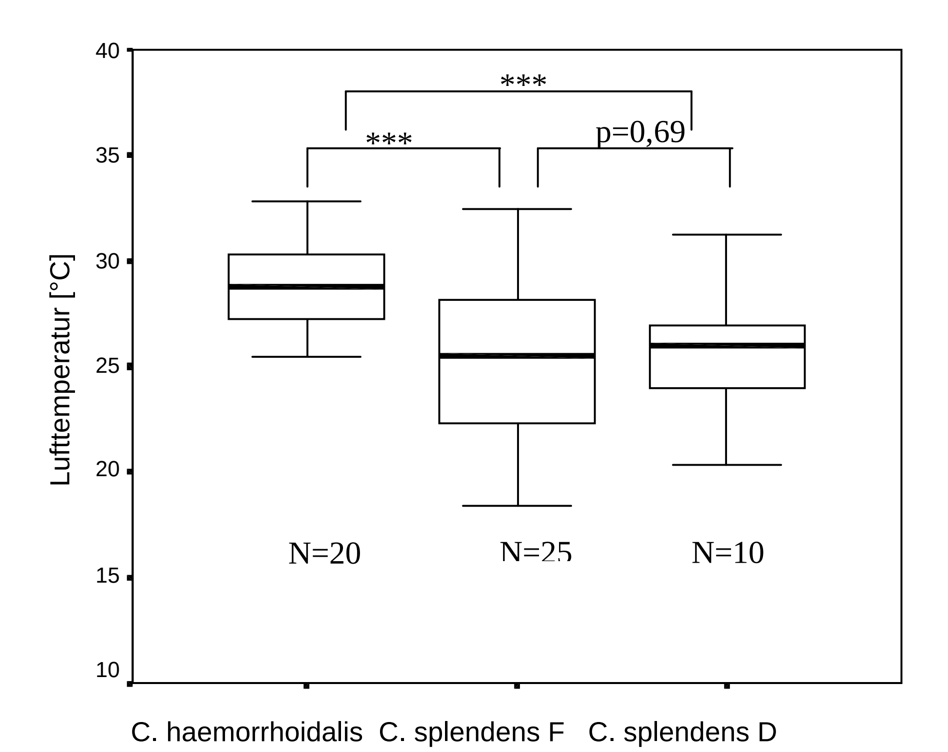
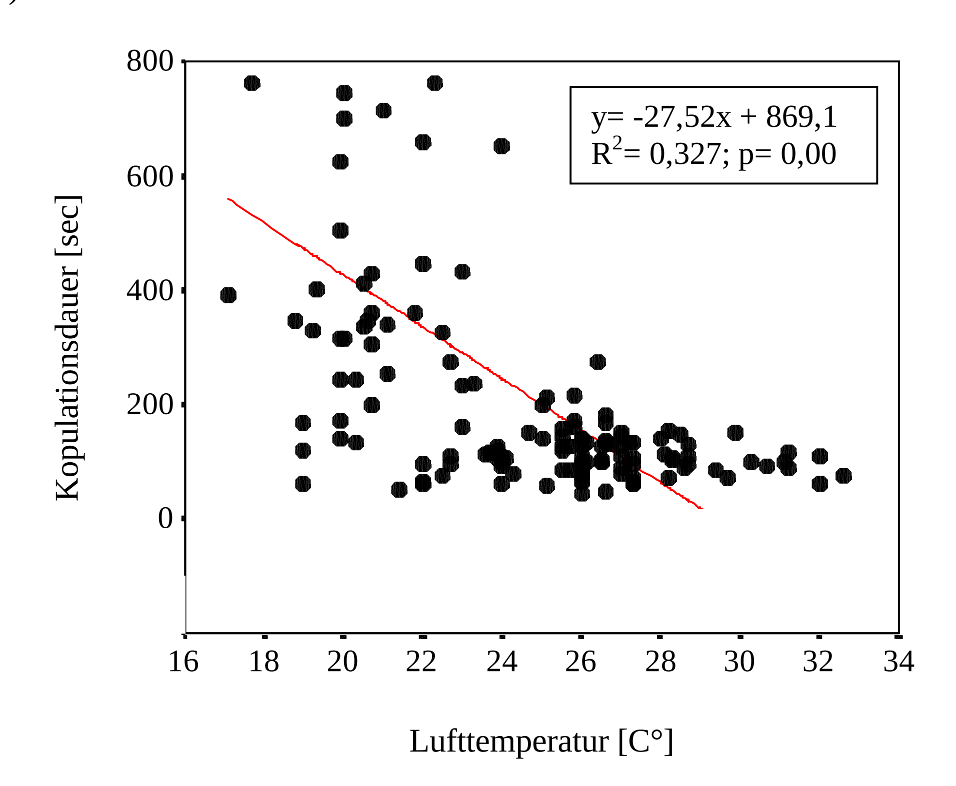


Abb.5.3: Lufttemperaturen bei denen Kopulationen am Tag von *C. haemorrhoidalis*, *C. splendens* an La Chapelette (F) und an der Oker (D) stattfanden.

Die Lufttemperatur beeinflusste die Dauer von Paarungen. Mit steigender Temperatur verkürzte sich die Kopulationslänge signifikant von *C. splendens* an der Oker in Deutschland (Abb.5.4 a) und von *C. splendens* an La Chapelette in Südfrankreich (Abb.5.4 b). Hierbei wurden autonome Kopulationen (s. Material und Methode) am Tage und am Schlafplatz berücksichtigt, jedoch keine Handpaarungen.
Die Kopulationsdauer von *C. haemorrhoidalis* korrelierte ebenfalls mit der Lufttemperatur (Abb.5.5). Hier wurden nur Kopulationen am Tage beobachtet, die Lufttemperatur schwankte dabei zwischen 25,2 und 32,8°C. Paarungen am Schlafplatz, wenn die Temperaturen deutlich niedriger waren, fanden nicht statt.

Obwohl die Temperaturen bei den Paarungen von *C. haemorrhoidalis* im Mittel also höher waren, dauerten diese länger als bei den beiden *C. splendens* Gruppen (vergl. Tab.5.2).

a)



b)

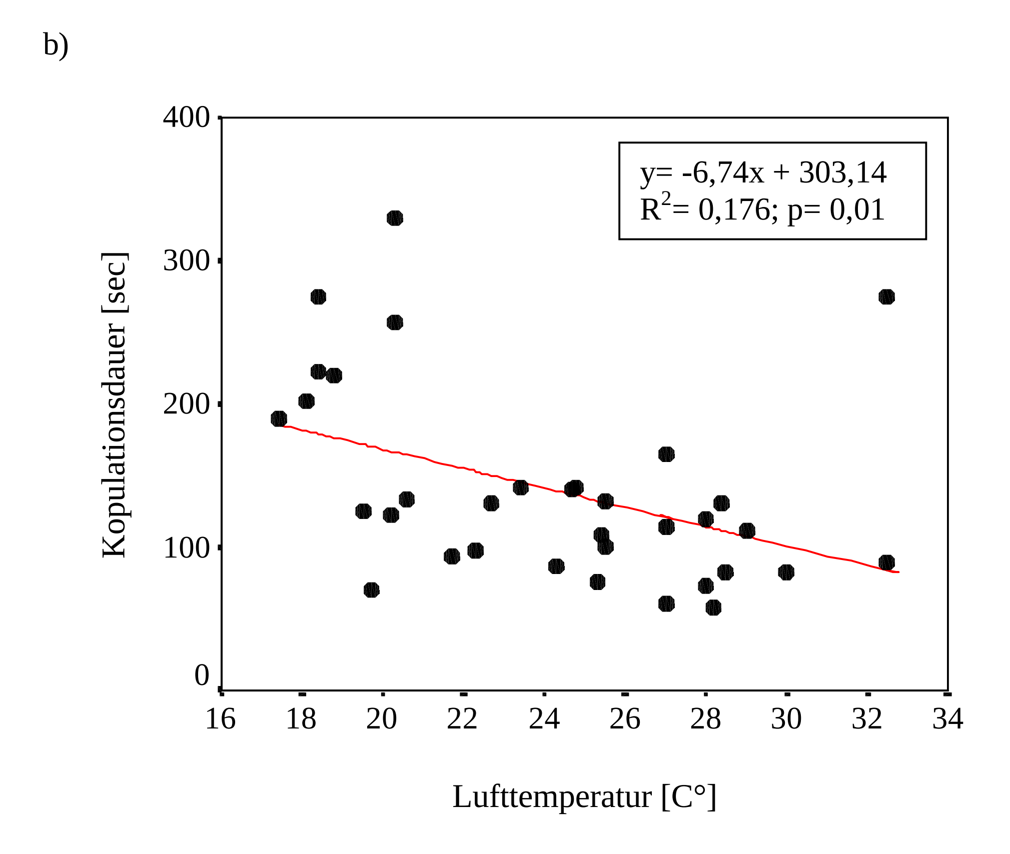


Abb.5.5: Linearer Zusammenhang von Lufttemperatur und Kopulationsdauer aller beobachteter Paarungen (autonome Paarungen und abends am Schlafplatz)
a) bei *C. splendens* in Norddeutschland (Oker) 1996 und 1997; N= 136.
b) bei *C. splendens* in Südfrankreich (La Chapelette)1996; N= 34

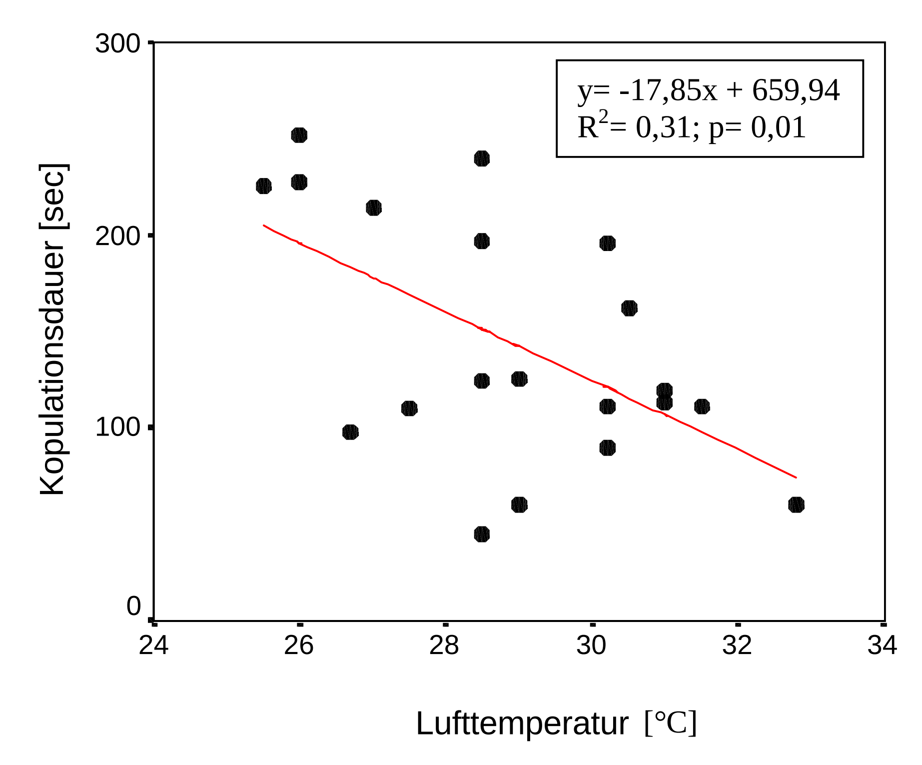


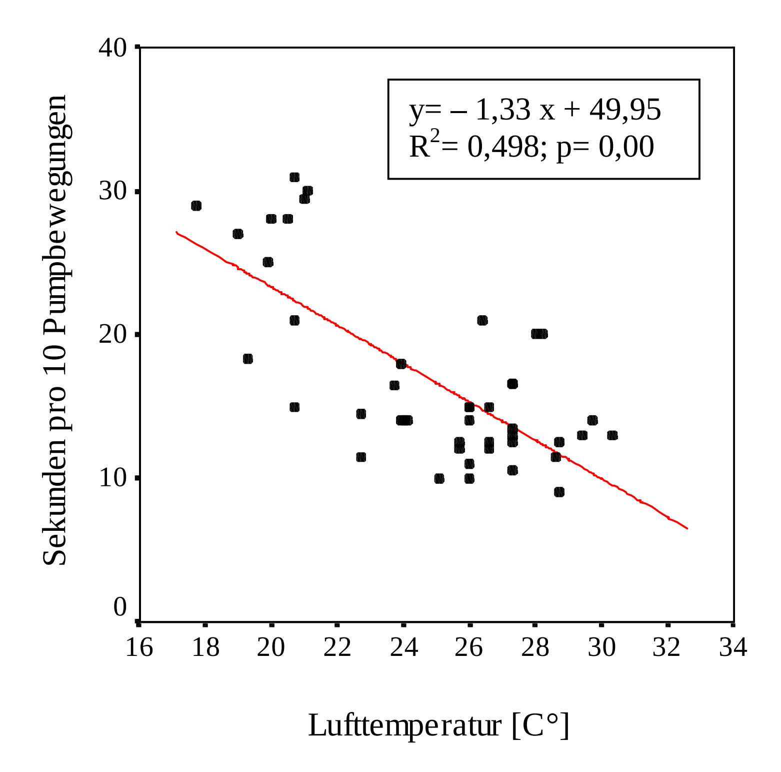
Abb.5.5: Linearer Zusammenhang von Lufttemperatur und Kopulationsdauer bei *C. haemorrhoidalis* am Canal de Vergiére1996; N= 20. Hierbei handelt es sich nur um autonome Kopulationen am Tage.

Auch die Pumpbewegungen des Spermaausräumens aus dem Weibchen waren abhängig von der Lufttemperatur (Abb.5.6 a). Mit höherer Lufttemperatur erfolgten die Pumpbewegungen schneller und damit verkürzte sich auch die Kopulationsdauer bei *C. splendens* an der Oker (Abb.5.6 b).

Da bisher wenig alternatives Kopulationsverhalten an Prachtlibellen beschrieben war, lag das Interesse der weiteren Beobachtungen insbesondere auf den Paarungen, die ohne Balz am frühen Morgen und am späten Abend stattfanden. Die Ergebnisse werden im Folgenden dargelegt.



a)



b)

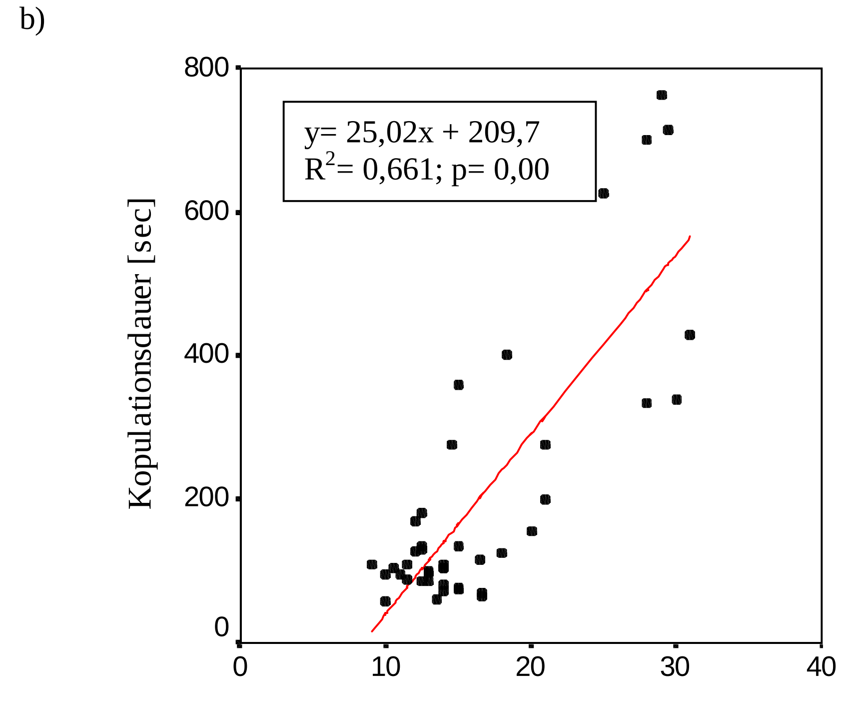


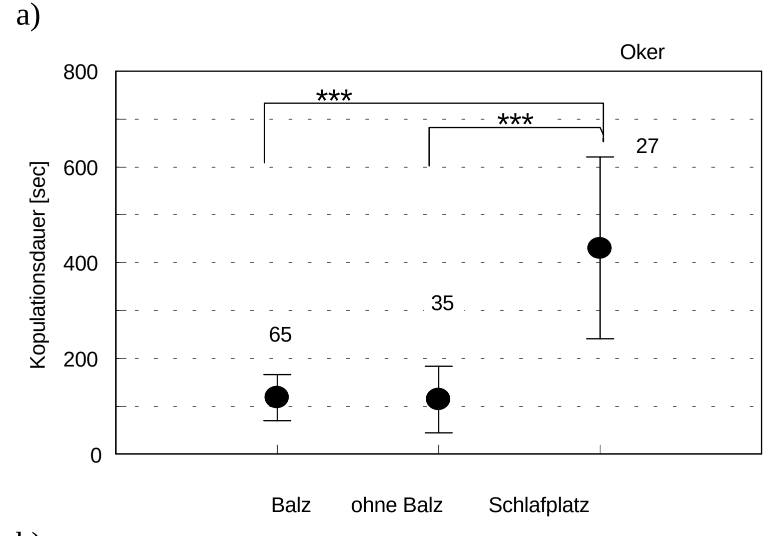
Abb.5.6: Linearer Zusammenhang zwischen a) der Lufttemperatur und den Sekunden, die pro 10 Pumpbewegungen vergingen (N= 44) und b) der Kopulationsdauer und den Sekunden, die pro 10 Pumpbewegungen vergingen (N= 42) bei *C. splendens* an der Oker 1996 und 1997. Es gingen nur Meßwerte ein, die in den ersten 30 Sekunden der Kopulationen erhoben worden sind.

5.4.1 Kopulationsdauer mit und ohne vorheriger Balz und am Schlafplatz

An der Oker und auch an La Chapelette wurden Paarungen mit vorhergehender Balz beobachtet. Daneben kam es aber auch häufig zum Ergreifen der Weibchen ohne Balz, z.B. bei der Eiablage am Tage und abends an den Schlafplätzen. Die prozentualen Anteile dieser drei Paarungskategorien werden nicht dargestellt, da am Schlafplatz erheblich weniger Stunden beobachtet wurden, als am Tage und weil sich das Verhältnis von Paarungen mit und ohne vorhergehende Balz in Abhängigkeit von der Männchendichte veränderte (s. Kap.6).

Die Kopulationsdauer zwischen *C. splendens* an der Oker und an La Chapelette unterschied sich bei diesen verschiedenen Paarungstaktiken nur am Schlafplatz signifikant (Mann-Whitney U-Test, p= 0,001).

a)



b)

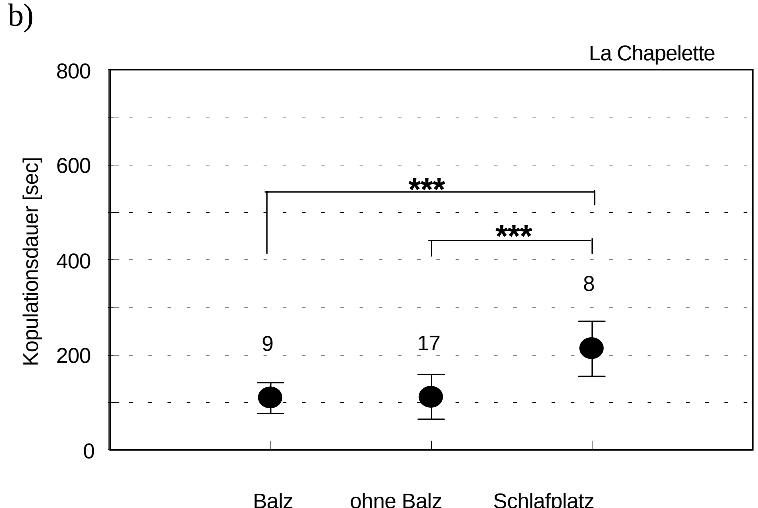


Abb.5.7: Kopulationsdauer (Mittelwerte ± SD) von *C. splendens* nach vorhergehender Balz, ohne Balz und am Schlafplatz
a) an der Oker 1996 und 1997
b) an La Chapelette 1996.
Stichprobenumfang über den Wertesymbolen; ANOVA, p= 0,00.

Innerhalb der Populationen unterschied sich sowohl die Dauer der Kopulationen am Schlafplatz an der Oker und an La Chapelette im Vergleich mit Paarungen mit und ohne vorheriger Balz signifikant (ANOVA, post-hoc-Test nach Tukey, s. Anhang, Tab. A5.1)(Abb. 5.7). Kopulationen am Schlafplatz dauerten an der Oker maximal bis über 10 Minuten, an La Chapelette bis 5,5 Minuten. Der Grund dafür liegt in der Temperaturabhängigkeit der Paarungen (vergl. S. 90).
Bei *C. haemorrhoidalis* konnten weder Paarungen ohne vorhergehende Balz noch Kopulationen am Schlafplatz beobachtet werden.

5.5 Kopulation im Enclosure

Bisher wurden die Kopulationen in Hinblick auf ihre verschiedenen Phasen und auf ihre Dauer in Abhängigkeit von der Lufttemperatur und von vorhergehender oder nicht stattfindender Balz beleuchtet, sowie Paarungen im Tagesverlauf betrachtet. Neben Freilandbeobachtungen wurden Versuche im Enclosure gemacht, um das Kopulationsverhalten der verschiedenen Arten bei hoher Dichte zu untersuchen. Die Ergebnisse dieser Versuche werden im folgenden Abschnitt dargestellt.

5.5.1 Vergleich der Kopulationsdauer im Freiland und im Enclosure

Männchen von *C. splendens* kopulierten an der Oker im Mittel 116 ± 43,7 Sekunden lang. Hier gingen sowohl die Werte für Paarungen nach vorheriger Balz als auch solche ohne Balz ein, da diese sich nicht signifikant in ihrer Dauer unterschieden (Mann – Whitney U-Test; U=1270; p= 0,91). Damit unterschied sich die Dauer dieser Paarungen signifikant von der Paarungsdauer im gleichen Gebiet im Enclosure, die durchschnittlich 165,7 ± 62,34 Sekunden betrug (U= 732; p= 0,00). Das gleiche gilt für die Kopulationen mit und ohne vorheriger Balz von *C. splendens* an La Chapelette im Vergleich mit Paarungen im Enclosure: während die Kopulationen im Freiland im Mittel 111 ± 43,71 Sekunden dauerten, waren diejenigen im Enclosure mit durchschnittlich 159,2 ± 67,55 Sekunden signifikant länger (U= 105,5; p=0.003) (Abb. 5.8).

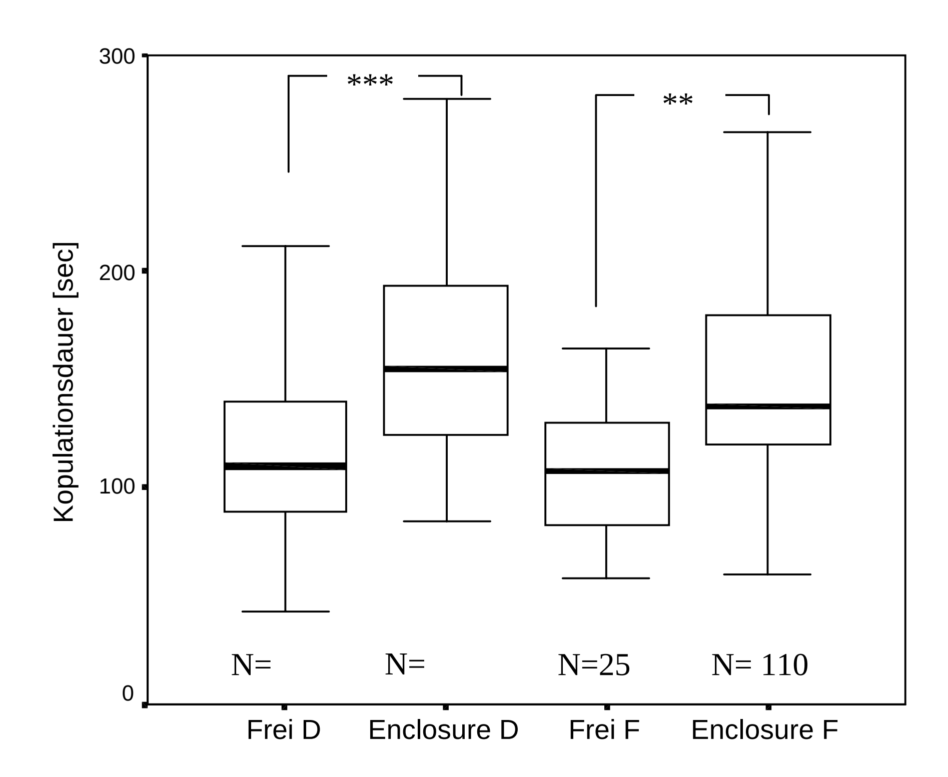


Abb.5.8: Kopulationsdauer im Freiland (Frei) und im Enclosure von *C. splendens* an der Oker (D) und an La Chapelette (F).

Auch bei den südfranzösischen *C. splendens* unterschieden sich die Paarungen mit und ohne vorheriger Balz in ihrer Dauer nicht, so dass sie für die obige Analyse zusammengefasst werden konnten (U= 62,5; p= 0,749).

Bei dem Vergleich zwischen der norddeutschen und der südfranzösischen Population von *C. splendens* gab es keine Unterschiede in der Kopulationsdauer im Freiland (Abb. A 5.1, Anhang) und auch nicht im Enclosure (U= 216,5; p= 0,676). Auch 10 Männchen von *C. haemorrhoidalis* wurden mit 10 Weibchen der gleichen Art im Enclosure zusammengesetzt. Bei fünf Versuchswiederholungen balzten die Männchen zum Teil die Weibchen an, versuchten aber nie, ein Tandem zu erzielen oder sich ohne Balz anzukoppeln. Kopulationen im Enclosure fanden bei *C. haemorrhoidalis* daher nicht statt.

Bei den Kopulationen im Enclosure von *C. splendens* stellte sich die Frage, ob alle Männchen etwa die gleiche Anzahl von Paarungen erzielen konnten, oder ob es erfolgreiche und weniger erfolgreiche Männchen gab.

5.5.2 Männchenerfolge im Enclosure

Das Bilden von Tandems und das Erreichen einer Kopulation in den 19 jeweils einstündigen Enclosure-Versuchen waren bei *C. splendens* an der Oker nicht zufallsverteilt: die Verteilungen weichen signifikant von einer Poisson-Verteilung ab (Tab.5.4, Abb.5.9 a und b). Während die Männchen im Mittel zwar etwa 1,4 Tandems und 0,9 Kopulationsräder bilden konnten, zeigt sich bei der Betrachtung der einzelnen Werte, dass es etwa 45% (89 von 190) der Männchen nicht gelang, überhaupt ein Tandem zu bilden. Bei rund 59% (112 von 190) kam es zu keiner Kopulation.

Tab.5.4: Mittlere Anzahl von Tandems bzw. Kopulationen, die in den Enclosuren pro Männchen von *C. splendens* an der Oker gebildet wurden. Wären die Kopulationen zufallsverteilt, ließen sie sich mit einer Poisson-Verteilung beschreiben. Die Abweichungen von einer Poisson-Verteilung sind jedoch signifikant (siehe p).

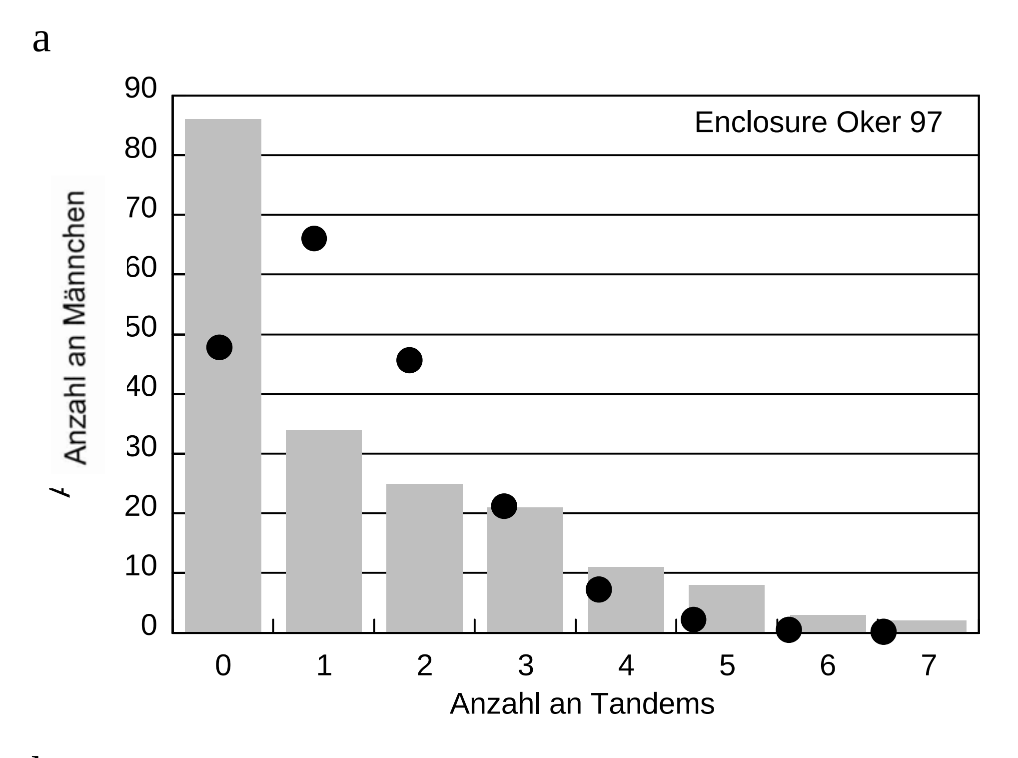
	Tandem	**Kopula**
Anzahl beobachteter Männchen	190	190
Mittelwert (Tandem bzw. Kopula pro Männchen)	1,38	0,86
Kolmogorov-Smirnov-Z	2,786	2,311
p	0,000	0,000

Aus der Differenz der Anzahlen von gebildeten Tandems und Kopulationen lässt sich auch der Weibchenwiderstand ablesen: nur etwa 64,3% der Tandems führten zu einer Radbildung, d.h. in 35,7% der Fälle waren die Weibchen nicht zur Kopula bereit. Dies deckt sich mit den Beobachtungen im Freiland an der Oker: ohne vorhergehende Balz führten tagsüber nur 68,2% der Tandems zur Kopulation. Hingegen führten 97% der Tandems, die nach Balz gebildet wurden, zur Paarung.

Interessant an den Enclosure-Versuchen war, dass die einzelnen Männchen sehr unterschiedlich erfolgreich im Erzielen von Kopulationen waren. Die Frage, ob

diese Unterschiede auf Unterschiede in ihrer Morphologie begründet waren, ist Gegenstand der nächsten beiden Teilkapitel.

a



b

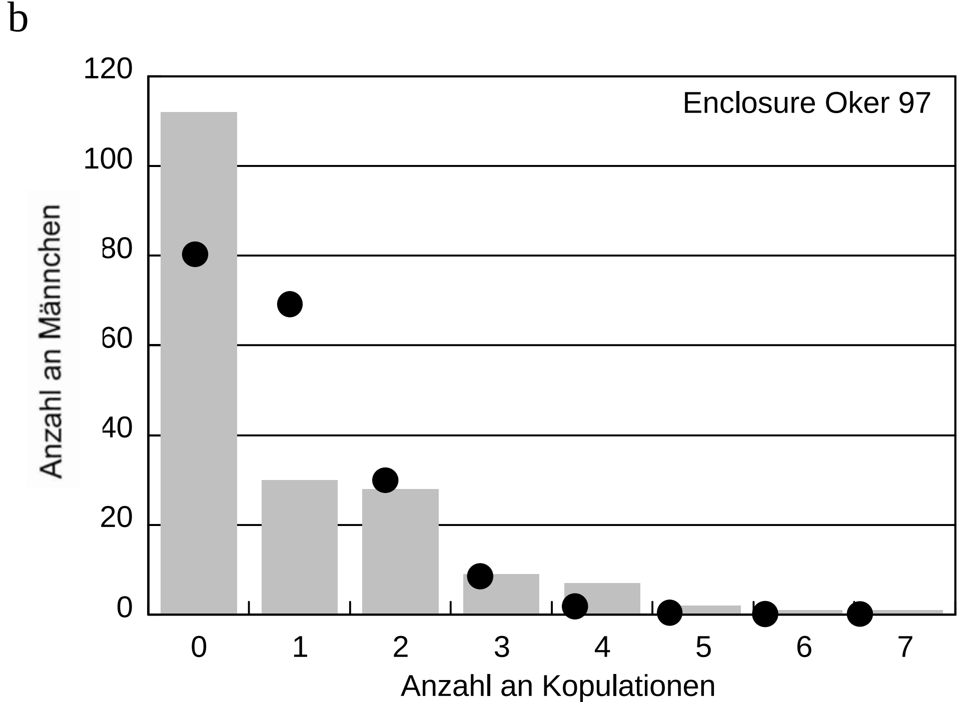
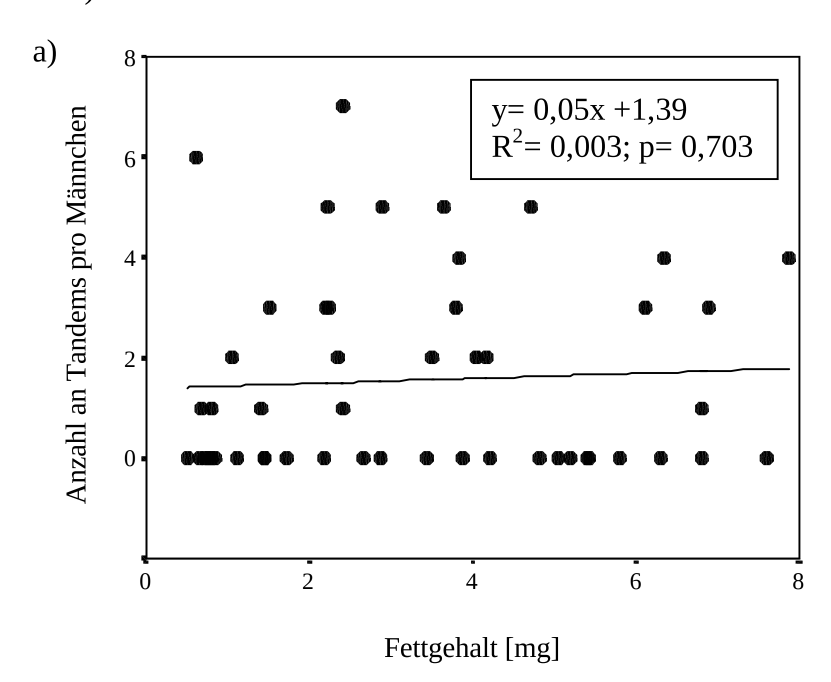


Abb.5.9: Anzahl von Tandems (a) und Kopulationen (b) pro Männchen von *Calopteryx splendens* im Enclosure. Graue Säulen = beobachtete Verteilung, schwarze Wertesymbole = Poisson-Verteilung. Männchen mit niedrigen Anzahlen bleiben unter den Erwartungswerten, Männchen mit hohen Anzahlen dagegen darüber. Oker 1997, Geschlechterverhältnis 10:10, Beobachtungsdauer 1 Stunde, N= 19 Versuche.

5.5.3 Haben Fettgehalt und Flugmuskulatur Einfluss auf den Kopulationserfolg im Enclosure?

Es gab keinen Zusammenhang zwischen dem Fettgehalt und der Paarungsaktivität in den Enclosure-Versuchen: die Anzahl der erzielten Tandems bzw. Räder in den einstündigen Versuchen war unabhängig vom Fettvorrat der Männchen (Abb.5.10 a und b).



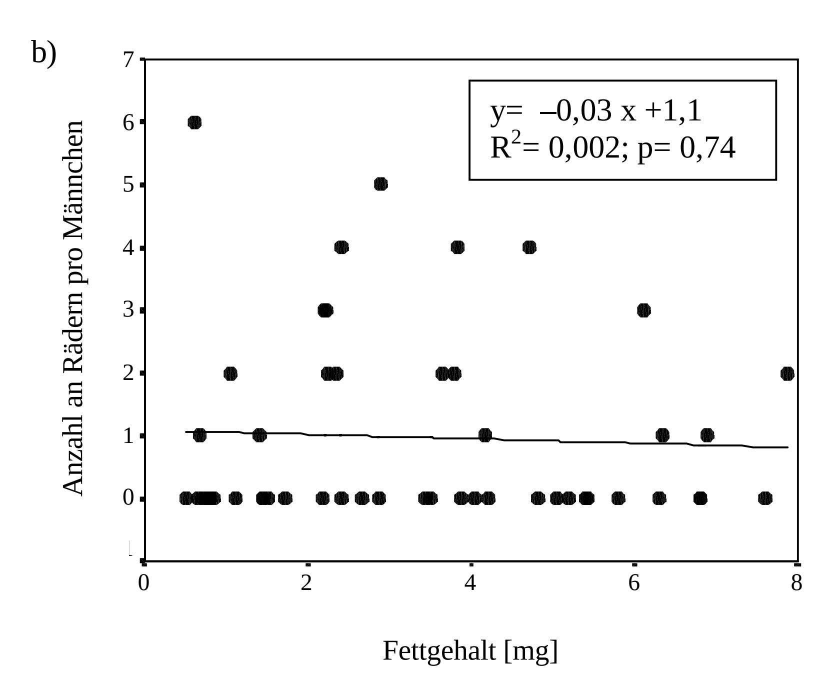


Abb.5.10: Korrelation nach Pearson zwischen
a) der Anzahl an Tandems pro Männchen und dem Fettgehalt
b) der Anzahl an Kopulationsrädern pro Männchen und dem Fettgehalt
im Enclosure - Versuch mit *C. splendens*, Oker 97. 10 Männchen und 10 Weibchen wurden jeweils zusammengesetzt, Beobachtungszeit jeweils eine Stunde, 5 Wiederholungen.

Diejenigen Männchen, die in den Enclosure-Versuchen Tandems bzw. Kopulationen erzielen konnten, unterschieden sich in ihrer mittleren Flugmuskelmasse und ihrer mittleren FMR nicht von solchen, die keine erreichten (Tab.5.5). Auch gab es keine Korrelation zwischen der Masse der Flugmuskulatur der Anzahl der erzielten Tandems bzw. Paarungen (Pearson Korrelation r= 0,289; p= 0,07; N= 40) sowie der FMR und der Anzahl der erzielten Tandems bzw. Paarungen (Pearson Korrelation r= 0,257; p= 0,11; N= 40).

Tab.5.5: Vergleich der Mittelwerte (± Standardabweichung (SD)) der trockenen Flugmuskelmasse [mg] und der *flight-muscle-ratio* (FMR) von 2 Gruppen von *C. splendens* Männchen im Enclosure-Versuch: Männchen ohne Tandembildung und mit mindestens einer Tandembildung, sowie Männchen ohne Kopulationserfolg und mit mindestens einer Kopulation. N= Stichprobenumfang.

Männchen	**Flugmuskel masse [mg] ± SD**	**N**	**T-Test**	**Flight-muscle-ratio (FMR)**	**N**	**T-Test**
ohne Tandem	9,596 ± 1,34	23	T= -1,051 p= 0,3	0,294 ± 0,02	23	T= 0,824 p= 0,416
mit Tandem	9,974 ± 0,74	17		0,289 ± 0,02	17	
ohne Kopula	9,605 ± 1,26	26	T=1,431 p= 0,107	0,292 ± 0,02	26	T= 0,350 p= 0,729
mit Kopula	10,099 ± 0,76	14		0,290 ± 0,02	14	

5.5.4 Flügelmorphologie und Paarungsaktivität im Enclosure

Zufällig nach den jeweils einstündigen Enclosure-Versuchen ausgewählte Männchen wurden auf ihre Flügelmorphologie hin untersucht. Die Fläche aller vier Flügel, die Fläche des Flügelmals aller vier Flügel und der blaue Anteil an der Gesamtflügelfläche wurden ermittelt. Außerdem konnte aus der Gesamtflügelfläche und dem Frischgewicht die Flügelflächenbelastung errechnet werden.

Die Männchen, die im Enclosure-Versuch keine Tandem erzielen konnten und solche, die mindestens ein Tandem bildeten, unterschieden sich nur in einem der angeführten Parameter: die Männchen, die mindestens ein Tandem erzielten, hatten signifikant kleinere Flügelflächen (T-Test, T=2,094; p< 0,05) (Abb.5.11).

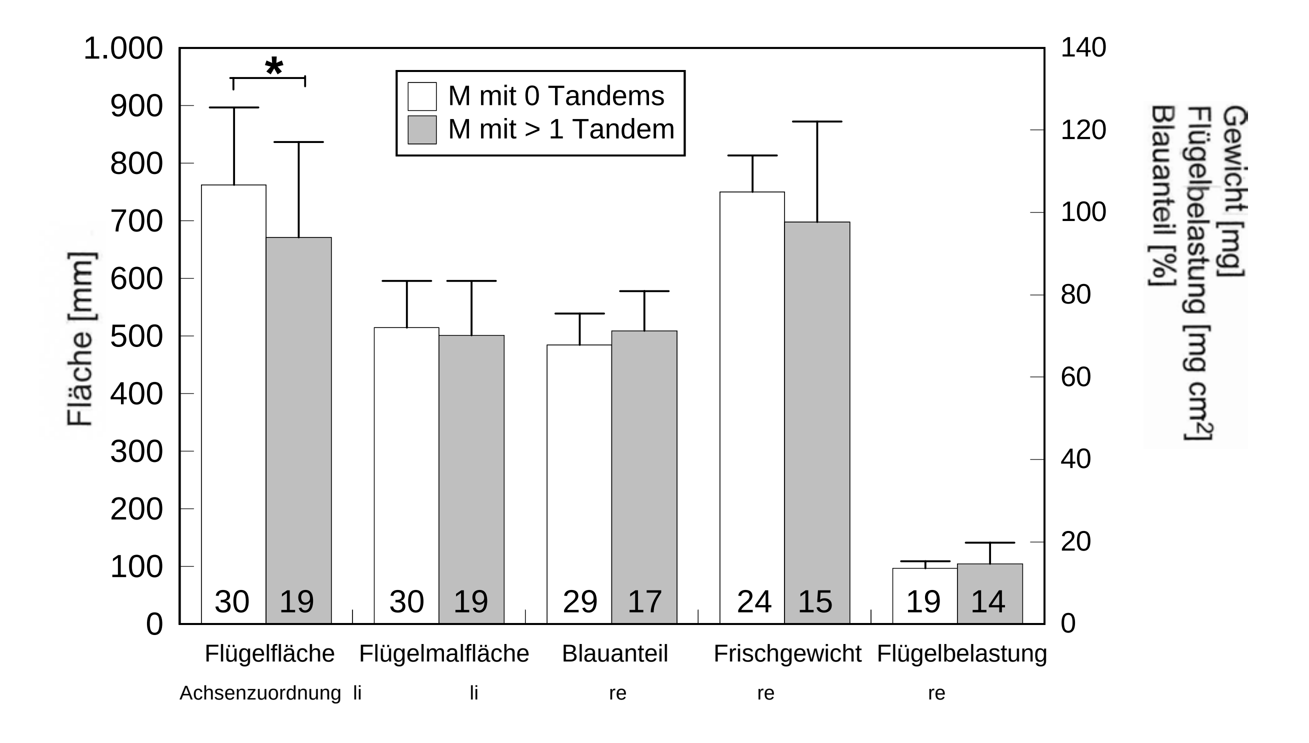


Abb.5.11: Einfluss von Flügelmerkmalen auf die Tandembildung von *C. splendens* Männchen von der Oker 1997 in Enclosure-Versuchen. Mittelwerte ± SD der Flügelflächen aller vier Flügel (mm^2), der Fläche des blauen Flügelmals (mm^2), des Anteils der jeweils vier blauen Flächen an den Gesamtflügelflächen (=Blauanteil) (%), sowie des Frischgewichts (mg) und der Flügelflächenbelastung ($mg\ cm^{-2}$) von Männchen, die kein Tandem bildeten (weiße Säulen) und Männchen mit ≥ 1 Tandem (graue Säulen). li= linke Achsenzuordnung, re= rechte Achsenzuordnung. Die Zahlen in den Säulen zeigen den Stichprobenumfang.

Da bis auf die kleineren Flügelflächen morphologisch keine Unterschiede zwischen den erfolgreichen und nicht erfolgreichen Männchen festgestellt werden konnten, wurde das Augenmerk nun auf die Kopulation selbst gerichtet. Paarungen sind es, die die Männchen erreichen wollen; möglicherweise gab es einen Einfluss von Paarungen auf das weitere Verhalten von Männchen und damit auf ihren Erfolg.

5.6 Stimulation nach einer Kopulation?

Im Freiland hatten verschiedene territoriale Männchen nicht die gleiche Anzahl an Kopulationen am Tag. Einige erreichten mehrere Paarungen, andere hatten keine oder nur eine (s. Kap.3.2.3).

Diese Freilandergebnisse stimmten mit denen der Enclosureexperimente überein (s. Abb.5.9): um zu testen, ob eine frühzeitige Kopulation die Männchen von *C. splendens* zu weiteren stimulierte, wurden diese in zwei Gruppen geteilt.

Männchen mit einer Kopulation in den ersten 5 Minuten eines 60 - minütigen Enclosureversuchs wurden der Gruppe A zugeordnet, alle anderen der Gruppe B. Das Paarungsverhalten in den noch verbleibenden 55 Minuten wurde zwischen diesen beiden Gruppen verglichen. Die durchschnittliche Kopulationsfrequenz pro Männchen war in Gruppe A signifikant höher (3,12 ±1,63; N=49) als in Gruppe B (0,9 ±1,2 , N=121; Wilcoxon signed rank; Z= -5,199; p= 0,000) (Abb.5.12). Männchen mit erfolgreichen Kopulationen unterschieden sich nicht von Männchen ohne Kopula hinsichtlich der gemessenen Körperparameter (T-Test). Der Fettgehalt korrelierte nicht mit der Anzahl an erzielten Tandems im Enclosure (Pearson-Korrelation, r = 0,055; p= 0,703).

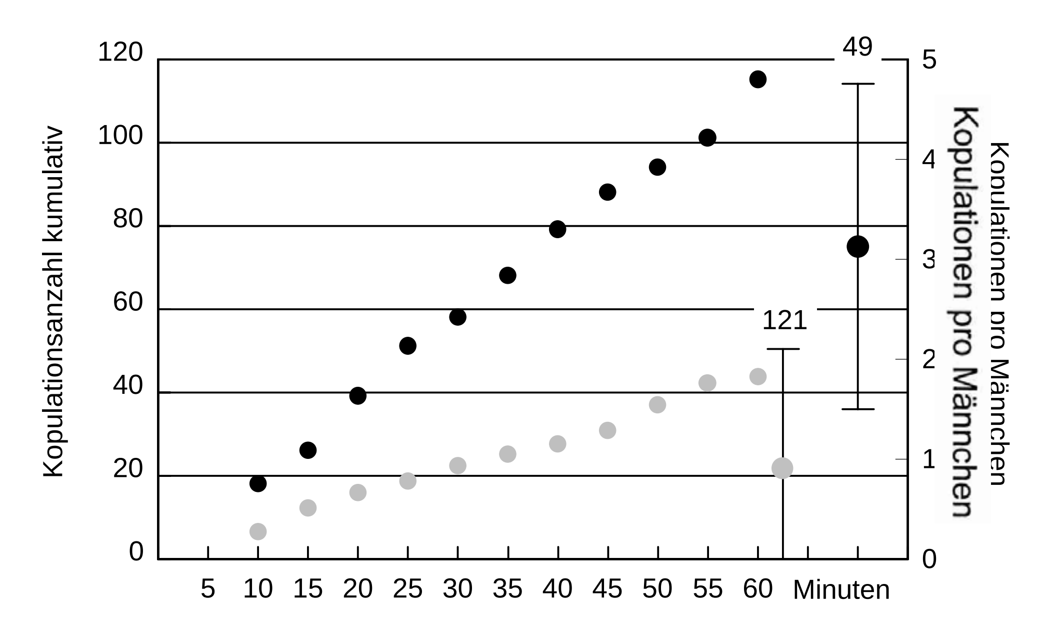


Abb.5.12: Vergleich der Anzahl von Kopulationen (kumulativ) von zwei *Calopteryx splendens* Männchengruppen von der Oker in Enclosure-Experimenten: 1. Männchen mit einer Kopulation schon in den ersten fünf Minuten des Versuchs (schwarze Wertesymbole) und 2. Männchen, die erst in einem späteren Intervall zu einer Paarung kamen (graue Wertesymbole). (19 Versuche mit jeweils 10 verschiedenen Männchen und 10 verschiedenen Weibchen). Rechts: Mittelwerte ± Stabw. der Kopulationsanzahl beider Männchengruppen, N über den Mittelwerten.

Bei dem Vergleich der Dauer von erster und zweiter Kopulation desselben Männchens innerhalb einer Stunde im Enclosure ergaben sich keine Unterschiede (Wilcoxon-Test für verbundene Stichproben; Z= -1,879; p= 0,06). Während die erste Kopulation im Mittel etwa 209 ± 111 Sekunden dauerte, war die zweite

Kopulation durchschnittlich nach ca. 186 ± 117 Sekunden beendet (N= 45) (Abb. 5.13). Im Mittel betrug die Pause zwischen dem Beginn der ersten und zweiten Kopulation 17,2 ± 10,8 Minuten.

Der Vergleich der Dauer von jeweils erster Paarung im Enclosure und im Freiland bzw. zweiter Paarung im Enclosure und im Freiland zeigt, dass die Kopulationen im Freiland deutlich kürzer waren. Jedoch ergab sich auch hier kein Unterschied zwischen der Dauer der ersten Paarung mit 118 ± 35 Sekunden und der Dauer der zweiten Kopulation desselben Männchens mit 106 ± 45 Sekunden (N= 19; Wilcoxon-Test für verbundene Stichproben; Z= -1,328; p= 0,184) (Abb. 5.13).

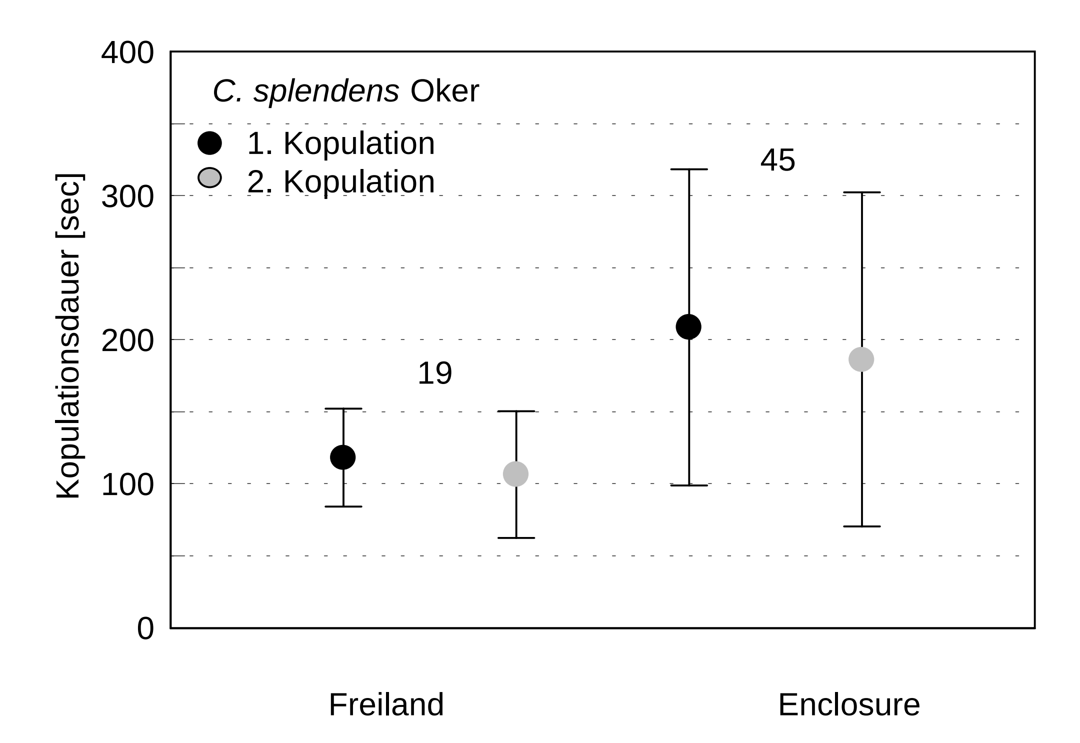


Abb.5.13: Die Dauer der ersten Kopulation (schwarze Wertesymbole, Mittelwerte ± SD, N= 45) und der zweiten Kopulation (graue Wertesymbole, N= 19) jeweils desselben Männchens von *C. splendens* im Freiland (links) und im Enclosure an der Oker (rechts).

Sowohl im Enclosure als auch im Freiland gab es unterschiedlich erfolgreiche Männchen hinsichtlich des Kopulationserfolges. Dieses Kapitel zeigte, dass Paarungen das Verhalten der Männchen im Enclosure veränderten. Der folgende Abschnitt prüft, ob dieses auch im Freiland zu beobachten war.

5.7 Auswirkung von Kopulationen auf das Verhalten der Männchen im Freiland

Dauer von Flügen

Erfolgreiche Kopulationen beeinflussten die Aktivität der Männchen von *C. splendens* im Revier an der Oker. In einem 10-Minuten-Intervall nach einer Paarung flogen Männchen 1,7 mal so häufig ihr Territorium ab und drohten Rivalen doppelt so häufig wie in einem 10–Minuten-Intervall direkt vor der Kopula. Damit beeinflussten Kopulationen signifikant das Verhalten der Männchen auch im Freiland (gepaarter T-Test, s. Tab.5.6)

Tab.5.6: Mittlere Dauer von Revier- und Drohflügen in einem 10-Minuten-Intervall direkt vor und direkt nach einer Paarung von *C. splendens* Männchen im Revier an der Oker.

	Revierflüge		**Drohflüge**	
	Vor Kopulation	**nach Kopulation**	**vor Kopulation**	**nach Kopulation**
Mittlere Dauer ± SD [s]	27.91 ± 23.81	49.36 ±30.01	40.89 ± 47.77	81.56 ±95.08
N	11		9	
Paired sampled t-test	T= 2.587 p= 0.027		T= 2.249 p= 0.055	

Verlängerung der Territorialität

Männchen von *C. haemorrhoidalis* wurden handgepaart, nachdem das Territorialverhalten am Abend von allen Männchen im Beobachtungsabschnitt am C.d.V. und am Gaudre beendet worden war oder bevor Männchen im Beobachtungsabschnitt überhaupt territorial wurden. In 84 % der Fälle besetzten die Männchen nach der Kopula ein Revier (N=17): abends blieben sie noch bis zu 50 Minuten territorial, morgens zeigten sie Revierverhalten maximal eine halbe Stunde vor den anderen Männchen (s. Kap. 4.3.1). Eine Paarung beeinflusste nicht nur das Zeitbudget von Männchen, es veränderte bei *C. splendens* an der Oker auch ihre Paarungstaktik (s. Kap. 6.6).

5.8 Weibchenentzug und Hälterung beeinflussen das Kopulationsverhalten im Enclosure

Um zu prüfen, ob auch die Weibchendichte einen Einfluss auf das Verhalten der Männchen hat, wurden Männchen von *C. splendens* von der Oker 3 Tage ohne Weibchen in einem großen Enclosure gehältert (s. Material und Methoden). Danach wurde die Aktivität in Bezug auf das Paarungsverhalten von jeweils 10 Männchen mit 10 frisch gefangenen Weibchen in einem kleineren Versuchsenclosure beobachtet. Gleichzeitig fand ein Experiment mit jeweils 10 frisch gefangene Männchen und Weibchen in einem zweiten Enclosure statt.

Die Aktivität hinsichtlich Balz, Packen eines Weibchens ohne Balz, Tandembildung, Radbildung und Tandemtrennversuchen von frisch gefangenen und gehälterten Männchen ist in Abb. 5.14 dargestellt.

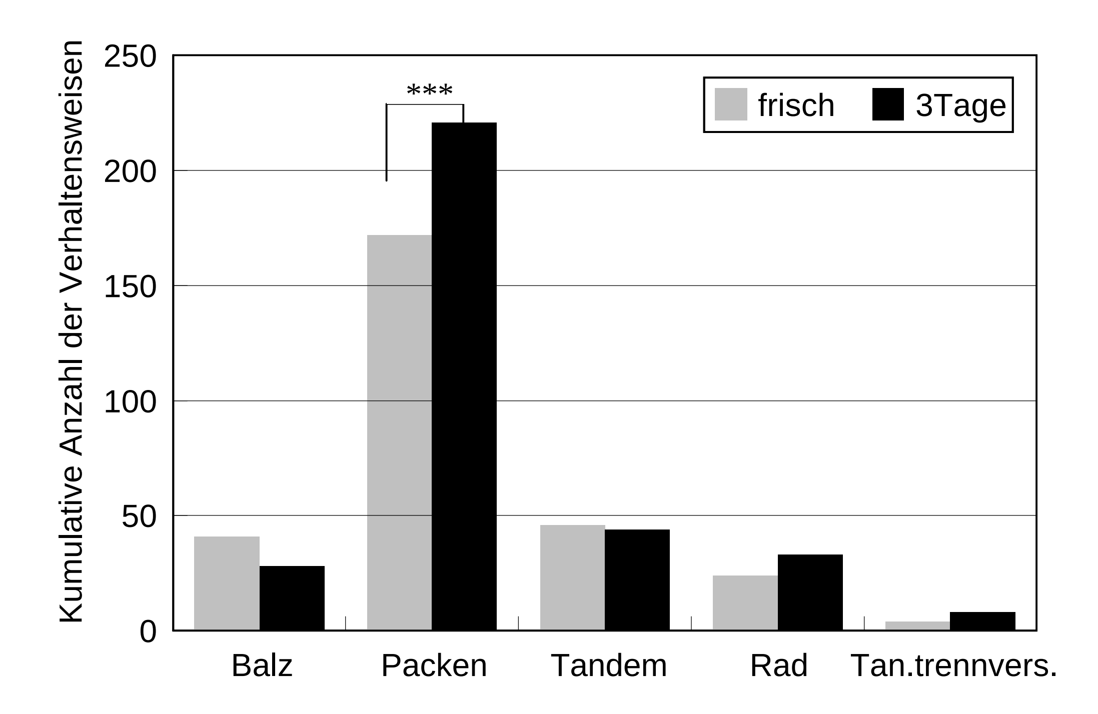


Abb.5.14: Sexuelles Verhalten von frisch gefangenen (graue Säulen) und 3 Tage gehälterten (schwarze Säulen) Männchen von *C. splendens* von der Oker im Enclosure. Jeweils 10 Männchen und 10 Weibchen, Beobachtungsdauer 1 Stunde, jeweils zwei Versuchswiederholungen mit anderen Individuen. (Packen p= 0,018; Tan.trennvers.= Versuch eines fremden Mänchens, ein Tandem zu trennen).

Die gehälterten Männchen versuchten signifikant häufiger, Weibchen ohne Balz zu packen als die Frischgefangenen (χ^2 –Test, Tab. 5.7). Keinen statistischen Unterschied gab es zwischen diesen beiden Männchengruppen hinsichtlich der Tandem- und Radbildung (Tab. 5.7). Die Gehälterten konnten aus 75% der Tandems ein Rad bilden, während den frisch Gefangenen dies nur zu 52% gelang. Die gehälterten Männchen versuchten achtmal und damit doppelt so häufig Tandems zu trennen wie die Frischgefangenen.

Tab.5.7: Vergleich sexueller Verhaltensweisen von 3 Tage gehälterten und frischgefangenen Männchen von *C. splendens* von der Oker im Enclosure. Jeweils 10 Männchen und 10 Weibchen, Beobachtungsdauer 1 Stunde, zweifache Versuchswiederholung.

	Frisch gefangen	**3 Tage gehältert**	**χ^2–Wert; p: exakter Test nach Fisher**
Balz	41	28	$\chi^2 = 5{,}79$ p= 0,018
Packen ohne Balz	172	221	
Tandem	46	44	$\chi^2 = 1{,}14$ p= 0,313
Rad	24	33	

Auch die Kopulationsdauer von frisch gefangenen Männchen von *C. splendens* von der Oker und gehälterten Männchen unterschieden sich signifikant (T-Test, T= 2,879; p= 0,006). Gehälterte Männchen kopulierten durchschnittlich 1,5mal so lange wie die Frischgefangenen (Abb. 5.15). Hingegen gab es bei frisch gefangenen und gehälterten Männchen von *C. splendens* von La Chapelette keine Unterschiede.

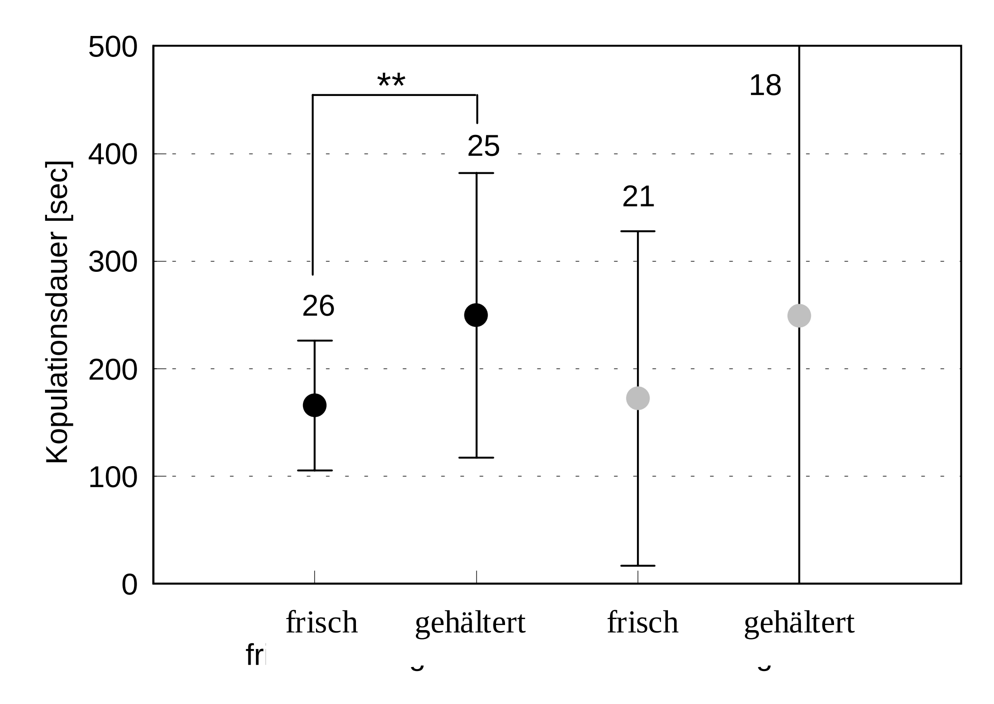


Abb.5.15: Kopulationsdauer im Enclosure von frisch gefangenen und 3 Tage gehälterten Männchen von *C. splendens.* Jeweils 10 Männchen und 10 Weibchen, Beobachtungsdauer 1 Stunde, jeweils zwei Versuchswiederholungen mit anderen Individuen.
Schwarze Wertesymbole: Frisch gefangene und gehälterte Männchen von der Oker.
Graue Wertesymbole: Frisch gefangene und gehälterte Männchen von La Chapelette.

Die Dauer, in denen die beiden Männchengruppen von der Oker und La Chapelette versuchten, aus einem gebildetem Tandem ein Rad zu formen, unterschieden sich statistisch nicht (two-way ANOVA). Der Grund liegt in der großen Streuung, denn die frisch gefangenen Männchen von der Oker versuchten dies im Mittel nur 4 Minuten, die Gehälterten im Mittel fast 5 Minuten (Abb. 5.16). Die frisch gefangenen Männchen von La Chapelette versuchten fast 5,5 Minuten und die Gehälterten etwa 9 Minuten aus einem Tandem ein Rad zu bilden.

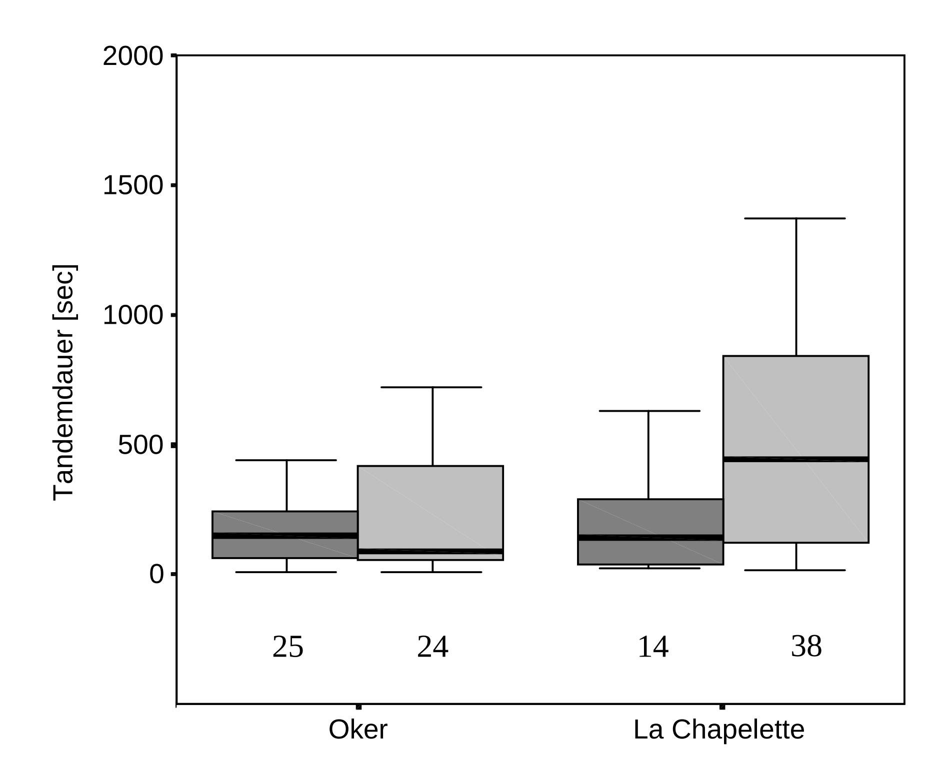


Abb.5.16: Dauer von Versuchen, aus einem Tandem ein Rad zu bilden von frisch gefangenen (dunkelgrau) und 3 Tage gehälterten Männchen (hellgrau) von *C. splendens* von der Oker und La Chapelette im Enclosure. Jeweils 10 Männchen und 10 Weibchen, Beobachtungsdauer 1 Stunde, jeweils zweifache Versuchswiederholung mit anderen Individuen.

Da sich der Weibchenentzug über mehrere Tage sowohl auf das Verhalten der Männchen als auch auf die Kopulationsdauer auswirkte, stellte sich die Frage, ob frisch gefangene Männchen im Enclosureversuch unterschiedlich hohe Weibchendichten wahrnehmen und wie sie auf diese reagieren würden.

5.9 Einfluss des Geschlechterverhältnisses auf die Aktivität im Enclosure

Um einen Einfluss des Geschlechterverhältnisses auf die Aktivität im Enclosure feststellen zu können, wurde dieses variiert. Es fanden Versuche mit jeweils 10 Männchen und 10 Weibchen, mit 10 Männchen und 2 Weibchen sowie mit 5 Männchen und 2 Weibchen statt.

Insgesamt zeigten die Männchen bei einem Geschlechterverhältnis von 1:1 in 19 Versuchswiederholungen 5512 Flüge, wohingegen die Weibchen 1748 mal flogen.

In diesen Versuchen wurden insgesamt 190 Männchen und 190 Weibchen eingesetzt, während bei den 6 Versuchswiederholungen mit dem verringerten Geschlechterverhältnis insgesamt nur 45 Männchen und 12 Weibchen beobachtet wurden. Um die Ergebnisse vergleichen zu können, wurden die Daten für das verringerte Geschlechterverhältnis für die Männchen mit dem Faktor 4,2 multipliziert (45 x 4,2 = 190), für die Weibchen mit dem Faktor 15,83 (12 x 15,83 = 190) mal genommen. So umgerechnet auf die gleiche Anzahl von Libellen zeigten die Tiere bei dem verringerten Geschlechterverhältnis weniger Aktivität als bei dem ausgeglichen Geschlechterverhältnis: Die Männchen flogen nur 663 mal, die Weibchen 1330 mal (Abb. 5.17). Es wurde diese Umrechnung gewählt, weil die Gesamtaktivität beim Geschlechterverhältnis 1:1 gezeigt werden sollte.

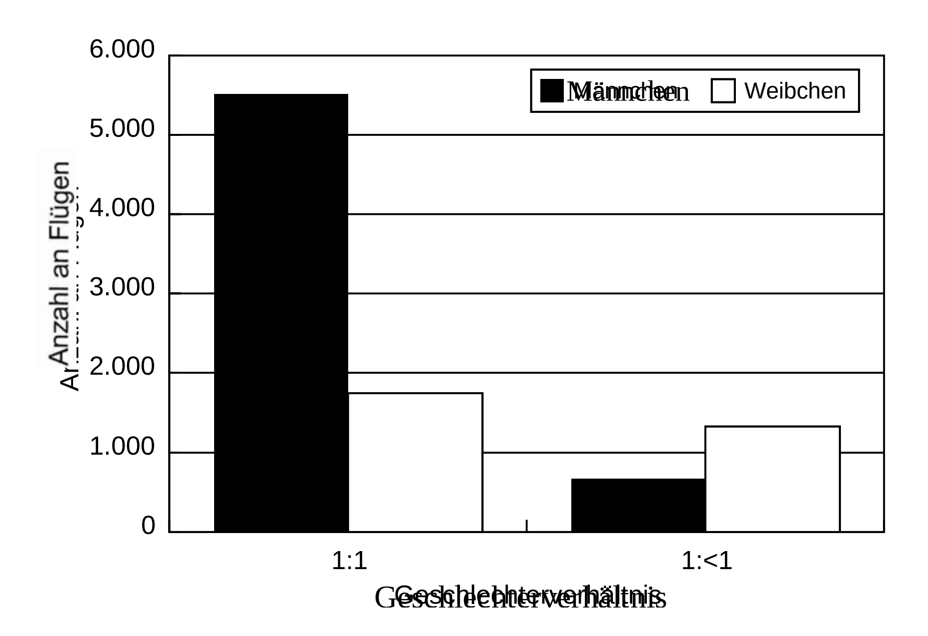


Abb.5.17: Anzahl von Männchenflügen (Ordinate) bei hoher (links) und niedriger Weibchendichte (rechts) von *C. splendens* von der Oker im Enclosure. Geschlechterverhältnis 1:1 (10 Männchen zu 10 Weibchen) (19 Versuchswiederholungen mit insgesamt 190 Männchen und 190 Weibchen) und einem Geschlechterverhältnis von 1:<1 (10 Männchen zu 2 Weibchen sowie 5 Männchen und 2 Weibchen mit insgesamt 45 Männchen und 12 Weibchen) (6 Versuchswiederholungen). Jedes Individuum wurde nur einmal in einem Versuch verwendet. Um die absoluten Zahlen trotz der unterschiedlichen Anzahl von eingesetzten Libellen vergleichen zu können, wurden die Werte des verringerten Geschlechterverhältnis für die Männchen mit 4,2 (4,2 x 45 = 190), für die Weibchen mit 15,83 (15,83 x 12 = 190) multipliziert.

Bei einem Geschlechterverhältnis von 1:1 verfolgten die Männchen 2270 mal die Weibchen und versuchten, diese zu packen. Sie konnten 205 mal Tandems bilden. Bei einem Geschlechterverhältnis von 1:<1 zeigten die Männchen 390 dieser Aktivitäten und bildeten 38 mal Tandems. Das Verhältnis von erfolgreicher Tandembildung zu den Verfolgungsflügen unterschied sich jedoch nicht: die Männchen kamen in dem Versuch 1:1 in etwa 9% der Flüge zu einer Tandembildung, die Männchen in dem Experiment mit dem verringerten Geschlechterverhältnis hatten eine Erfolgsquote von 9,7% (χ^2 = 0,169; p= 0,681). Signifikant unterschiedlich waren jedoch die Aktivitäten von Männchen und Weibchen: Männchen zeigten bei einem Geschlechterverhältnis von 1:1 etwa dreimal so viele Flüge wie Weibchen. Hingegen flogen die Männchen bei dem verringerten Geschlechterverhältnis signifikant weniger, nämlich nur noch doppelt so häufig wie die Weibchen (χ^2 = 42,542; p= 0,00).

Auch die Kopulationsdauer wurde vom Geschlechterverhältnis beeinflusst. Während die Kopula bei einem Geschlechterverhältnis von 1:1 knapp drei Minuten dauerte, paarten sich die Prachtlibellen bei einem Geschlechterverhältnis kleiner als 1:1 fast doppelt so lange, nämlich fünfeinhalb Minuten (Abb. 5.18).

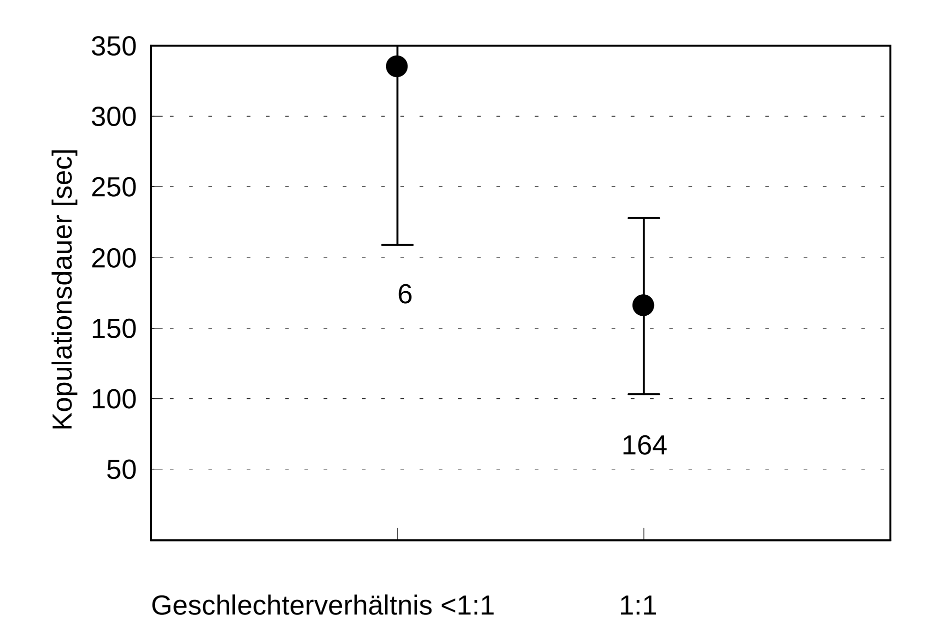


Abb.5.18: Kopulationsdauer (Mittelwerte ± SD) im Enclosure von frisch gefangenen Männchen von *C. splendens* bei einem Geschlechterverhältnis kleiner als 1:1 und 1:1 (10 Männchen und 10 Weibchen, Beobachtungsdauer 1 Stunde). Zahlen unter den Wertesymbolen = N.

Folgende Antworten lassen sich auf die eingangs gestellten Fragen geben:

1. Die Kopulationsdauer war negativ mit der Lufttemperatur korreliert.
2. Balz oder keine Balz vor der Paarung hatten keinen Einfluss auf die Länge der Kopula, wohl aber war die Erfolgsrate der Männchen, aus einem Tandem ein Rad zu bilden, positiv mit ihr korreliert.
3. Im Freiland konnte der Kopulationserfolg nicht an morphologischen Parametern der Männchen festgemacht werden. Erfolgreiche Kopulationen hatten einen entscheidenden Einfluss auf das Verhalten der Männchen. Sie zeigten danach mehr Droh- und Revierflüge.
4. Während es im Enclosure bei *C. haemorrhoidalis* zu keinen Paarungen kam, kopulierten die Tiere der nördlichen wie auch der südlichen Population von *C. splendens* im Enclosure. Im Enclosure erfolgreiche Männchen hatten signifikant kleinere Flügelflächen. Hier konnten die Männchen, die frühzeitig kopuliert hatten, eine höhere Anzahl an weiteren Paarungen erreichen.
5. Das Geschlechterverhältnis im Enclosure wird von den Männchen wahrgenommen. Bei geringer Weibchenzahl verlängerte sich die Kopulationsdauer. Auch Weibchenentzug hatte einen Einfluss auf das Verhalten der Männchen: Männchen, die 3 Tage ohne Weibchen gehältert wurden, versuchten häufiger, Weibchen ohne Balz zu packen als Männchen, die frisch gefangen und daher mit Weibchen zusammen gewesen waren. Auch waren diese Männchen erfolgreicher im Bilden von Rädern.

5.10 Diskussion

Im Gegensatz zu den meisten Autoren (z.B. MARDEN 1989; PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996), die morphologische Parameter für den Paarungserfolg von Männchen in den Vordergrund stellen, zeigt diese Untersuchung, dass auch vorhergehende Verhaltensparameter den Erfolg beeinflussen können.

Die Lufttemperatur beeinflusst die Paarungsdauer

Die Kopulationsdauer am Tag unterscheiden sich signifikant zwischen *C. haemorrhoidalis* vom Canal der Vergière und *C. splendens* an der Oker und an La Chapelette. Die südlicher verbreitete Art paart sich im Mittel länger und bevorzugt höhere Temperaturen. Dieser Vergleich ist möglich, da das Spektrum der gemessenen Temperaturen während der Beobachtungszeit in allen drei Untersuchungsgebieten ähnlich war. Auch das Samenauffüllen in das sekundäre Kopulationsorgan dauerte bei den Männchen von *C. haemorrhoidalis* länger als bei den Männchen von *C. splendens* an der Oker. Dieser Unterschied wird deutlich, obwohl ein positiver Zusammenhang zwischen Kopulationsdauer und Lufttemperatur nachgewiesen werden konnte. Bei höheren Temperaturen sind die Paarungen schneller beendet. Bei den im Mittel um mehr als 3°C höheren Lufttemperaturen müßten die Paarungen von *C. haemorrhoidalis* also eigentlich kürzer sein als die von *C. splendens.*

Auch TSUKAMOTO et al. (1994) konnten bei der Wanzenart *Parastrachia japonensis* eine Temperaturabhängigkeit der Kopulationsdauer feststellen. Poikilotherme Tiere und insbesondere Insekten sind in ihrer Aktivität oft besonders von der Umgebungstemperatur abhängig (HEATH 1971; HEINRICH 1993). Libellen zeigen eine Temperaturabhängigkeit in ihrer Flugaktivität (HILFERT 1997, 1998). Adaptationen in der Aktivität an die jeweiligen geographischen Lagen und auch an die verschiedenen Jahreszeiten (Sommer und Herbst) konnten nachgewiesen werden. So ist es möglich, dass *C. haemorrhoidalis* als südlich verbreitete Art höhere Temperaturen benötigt als *C. splendens*, deren Verbreitungsgebiet sich im Norden bis Mittelschweden erstreckt. Dies wäre auch eine Erklärung, warum bei *C. splendens* sowohl an der Oker als auch an La Chapelette morgens und abends Schlafplatzkopulationen bei niedrigeren Temperaturen beobachtet werden konnten, bei *C. haemorrhoidalis* jedoch nicht.

Ist die Balz entscheidend für den Paarungserfolg bei Freilandkopulationen?

Bei *C. splendens* finden sowohl an der Oker als auch an La Chapelette Kopulationen nach vorheriger Balz und ohne Balz statt. Balz findet meist bei territorialen Männchen statt. Bei hoher Dichte bricht das Territorialsystem jedoch zusammen, die Männchen balzen dann weniger oder fast gar nicht mehr (HILFERT & RÜPPELL 1997). Die Kopulationsdauer nach vorhergehender Balz und ohne Balz unterscheidet sich in ihrer Länge nicht.

Hingegen konnten SIVA-JOTHY (1987) bei *Orthetrum cancellatum* und FINCKE (1992) bei *Megaloprepus coerulatus* beobachten, dass territoriale Männchen kürzer kopulieren als Satellitenmännchen, offensichtlich um das Risiko zu verringern, ihr Revier zu verlieren. Bei *C. splendens* gibt es auch Männchen, die sich in das Revier des Territoriumsbesitzers einschleichen, wenn dieser gerade kopuliert oder kämpft, um ein eierlegendes Weibchen zu ergreifen, wie auch FORSYTH & MONTGOMERIE (1987) bei *Calopteryx maculata* beobachtete haben. Revierübernahmen sind aber bei Prachtlibellen mit meist länger anhaltenden Kämpfen verbunden (PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996), so dass hier eine etwas kürzere Kopula, die ja sowieso weniger als drei Minuten dauert, nicht über Territoriumsverlust oder -besitz entscheidet. Bei den oben erwähnten anderen Libellenarten kann eine Paarung zum Revierverlust führen, denn *Megaloprepus coerulatus* kopuliert 27 – 151, im Mittel 71 Minuten (FINCKE 1984), die Kopulationsdauer bei *Orthetrum cancellatum* varriert stark zwischen 0,4 und 14,9 Minuten, je nach dem, wieviel Vorgängersperma das kopulierende Männchen aus dem Weibchen entfernt (CORBET 1999).

Auch durch Handpaarung - und somit ohne Balz - erzeugte Tandems bei *C. splendens* an der Oker und *C. haemorrhoidalis* führten meist zu Paarungsrädern. Hatten die Männchen sich erst an die Weibchen angekoppelt, so kopulierten die Weibchen mit ihnen, denn bei Libellen ist eine Paarung ohne Kooperation des Weibchens nicht möglich (FINCKE 1997). OPPENHEIMER (1991) schließt daraus, dass die Balz nicht ausschlaggebend ist bei der Weibchenwahl, da die Weibchen nicht mehr zwischen Männchen diskriminieren, wenn sie erst einmal im Tandem sind. FINCKE (1997) hingegen sieht in diesem Verhalten schon eine Weibchenwahl: Männchen, die die Tandemposition erzielen können, sind in guter physischer Kondition und bieten somit auch gute Gene. Weibchen wählen diese dann zur Paarung. Dies würde aber bedeuten, dass aus allen Tandems, egal ob sie

mit oder ohne vorherige Balz gebildet wurden, gleichviele Räder entstehen müssten. Das ist nicht der Fall: der Erfolg bei *C. splendens* Männchen an der Oker, aus einem Tandem ein Rad zu bilden, war sehr unterschiedlich: nach vorhergehender Balz kopulierten 97%. Möglicherweise führt die Balz zu einer erhöhten Weibchen-Akzeptanz, weil der Balzflug als Leistungstest der Männchen dient. Männchen, die gut und lange balzen können, sind in guter Kondition und könnten gute Gene liefern. Hingegen führten ohne Balz nur gut 68% der Tandems auch zu Paarungsrädern. Fast zwei Drittel der Weibchen wählten übereinstimmend mit FINCKEs (1997) Hypothese also die Männchen, die sie ergriffen hatten, auch zur Paarung. Das andere Drittel verweigerten jedoch die Kopula. Möglicherweise hatten diese Weibchen keine Eier mehr und daher kein Interesse an einer Paarung, oder die Männchen hatten sie durch bloßes Ergreifen nicht überzeugt, dass sie auch gute Gene für ihre Nachkommen liefern konnten. Der Paarungserfolg der Männchen variiert also, was in den nachfolgenden Abschnitten diskutiert werden soll.

Paarungserfolg im Enclosure - Versuch

Die Kopulationsdauer von *C. splendens* im Enclosure unterscheiden sich zwischen der deutschen und der südfranzösischen Population nicht. Dies war auch nicht zu erwarten, da sich die Freilandkopulationen ebenfalls in ihrer Länge nicht unterscheiden. Allerdings dauerten die Paarungen sowohl bei den deutschen als auch den südfranzösischen Libellen im Enclosure länger als im Freiland. Die Männchen verteidigen hier keine Reviere und müssen auch nicht kämpfen. So ist es denkbar, dass sie mehr Zeit und Energie in die Kopulation im Enclosure investieren können.

Paarungen von *C. splendens* im Enclosure-Versuch an der Oker lassen sich nicht mit einer Poisson-Verteilung beschreiben. Dass der Paarungserfolg der Männchen nicht zufallsverteilt ist, fand auch JAASTAD (1998) in Versuchen mit der Diptere *Rhagoletis cerasi*: wie auch in meinen Versuchen paarten sich hier einige Männchen häufiger als erwartet, während ein Großteil überhaupt nicht zur Kopulation kam. Der Autor führt als mögliche Ursache *female choice* an, denn Männchen sind in großer Zahl vorhanden, und die Suche nach einem attraktiven Paarungspartner ist für die Weibchen daher nicht sehr energiekostend. Wahrscheinlich, so JAASTAD (1998), können die Weibchen attraktive Männchen

leicht entdecken, welche dann häufiger eine Paarung erzielen als andere, nicht so attraktive Männchen.

Was macht attraktive Prachtlibellenmännchen aus? Der Paarungserfolg von Männchen im Enclosure war unabhängig von deren Fettgehalt. Hier mussten nur geringe Strecken geflogen werden, der Energievorrat war daher von untergeordneter Rolle. Auch gab es hinsichtlich der Flugmuskelmasse keine Unterschiede zwischen Männchen, die Tandems oder Kopulationen erzielen konnten und solchen, die nicht erfolgreich waren. Die zu fliegenden Strecken im Enclosure beim Verfolgen eines Weibchens waren äußerst gering, sie betrugen nur wenige Meter. Daher ist anzunehmen, dass in der Enclosure-Situation die Flugmuskelmasse unbedeutend ist.

Männchen von *C. splendens* mit kleineren Flügelflächen waren erfolgreicher im Ergreifen der Weibchen im Enclosure. Die Kleinheit der Flügelflächen und auch der Flügellänge könnte von Vorteil sein, da damit eine höhere Wendigkeit und Manövrierfähigkeit erreicht werden kann. Dies ist im Enclosure beim Ergreifen der Weibchen sicherlich von Vorteil, denn Männchen mit kleineren Flügeln hatten auch mehr Paarungen. Hingegen hatten Männchen, die in den guten Untersuchungsgebieten territorial werden konnten, größere Flügelflächen als zufällig ausgewählte. Es ist denkbar, dass die Männchen mit den kleineren Flügelflächen im Enclosure die Chance zu häufigen Kopulationen verstärkt nutzten, weil sie im Freiland eher die für Weibchen weniger attraktiven Reviere besetzen müssen. Möglicherweise sind die Männchen mit kleineren Flügeln im Enclosure aber auch im Vorteil, da sie agiler sind. Kleinere Männchen der Kleinlibellenart *Enallagma boreale* erzielen mehr Kopulationen als größere (ANHOLT 1992). Der Autor begründet diese Beobachtung ebenfalls mit der größeren Agilität der kleineren Männchen. Als weiter Hypothese führt er an, dass die Paarungshäufigkeit von der am Fortpflanzungsgewässer verbrachten Zeit abhängt (ANHOLT, mündl. Vortrag im Kolloquium, 12.04.2000). Kleinere Männchen hätten geringere Kosten beim Fliegen, müssten daher weniger Nahrung suchen und könnten somit mehr Zeit am Fortpflanzungsgewässer verbringen.

Die Größe der blauen Flügelflächen und die Flügelflächenbelastung treten im Enclosure in den Hintergrund. Die Flügelflecken der Calopterygiden betrachtet BATTIN (1993) als ein erstklassiges Beispiel für ein optisches Signal, welches, je nach dem, wie es präsentiert wird, unterschiedliche Informationen übermitteln

kann. Die farbigen Flügelflecken spielen bei territorialen Auseinandersetzungen (s. Kap. 7) und bei der Balz eine Rolle (ANHOLT 1991; CÓRDOBA-AGIULAR 2002; GRETHER 1996a und b). Beim Ergreifen der Weibchen im Enclosure ohne Balz scheinen sie jedoch ohne Einfluss auf den Erfolg des Männchens zu sein. Auch die Flügelflächenbelastung hat bei den kleinen Flugstrecken, die die Tiere während des Versuches zurücklegen, keinen Einfluss auf den Erfolg des Ergreifens und Tandembildens. Die Flächenbelastung wird eher bei langanhaltenden Flügen, wie z.B. bei Kämpfen, eine Bedeutung haben.

Weibchen von Calopterygiden wählen im Freiland in geringen Dichten Männchen mit Territorien und Eiablagesubstraten (HEYMER 1973). Diese Wahl war den Weibchen im Enclosure nicht möglich. Hier balzten die Männchen nur sehr selten, sondern stürzten sich fliegend auf sitzende oder fliegende Weibchen. Einige Männchen kletterten zu sitzenden Weibchen und koppelten sich an. Bei der hohen Dichte im Enclosure wurden die Weibchen nahezu ununterbrochen von Männchen gestört. Nach dem Ergriffenwerden durch Männchen paarten sie sich fast immer, vermutlich, um Energie zu sparen, denn die Kosten des pausenlosen Abwehrens der Männchen würden die Kosten einer Kopulation übersteigen. Die Kosten für die Männchen waren vermutlich auch gering, denn der Kopulationserfolg war unabhängig von ihrem Fettgehalt. Im Gegensatz zum Freiland balzten die Männchen im Enclosure fast nie und mussten auch nicht die Kosten der Revierverteidigung auf sich nehmen.

Während Männchen von *C. splendens* von der Oker häufiger Weibchen im Enclosure ergriffen und auch im Erzielen des Kopulationsrades erfolgreicher waren als *C. splendens* Männchen von La Chapelette, zeigte *C. haemorrhoidalis* dieses Verhalten im Enclosure nicht. Hier konnte keine Paarung beobachtet werden. *C. haemorrhoidalis* ist eine Prachtlibellenart, die eine südlichere Verbreitung als *C. splendens* hat (LEHMANN & NÜSS 1998). Möglicherweise sind die Männchen der südlicher verbreiteten Art weniger aggressiv im Paarungsverhalten, weil das Klima im Süden durch mehr Sonnentage als im Norden geprägt ist. Die Tiere haben damit mehr Chancen zur Fortpflanzung. Diese Interpretation der Ergebnisse wird durch folgende Beobachtung an *C. splendens* gestützt: Männchen der nördlichen Population der gleichen Art waren auch hier vehementer im Ergreifen der Weibchen im Enclosure und am Schlafplatz und erzielten mehr Paarungen als Männchen der südlichen Population.

Hinweise für geographische Variation im Paarungsverhalten einer Art finden sich bisher selten in der Literatur. Meist beziehen sich Untersuchungen auf Signale und Antworten im Fortpflanzungsverhalten, um Evolutionsabläufe und Konsequenzen für die Artbildung herausarbeiten zu können (VERRELL 1999). Lokale Adaptationen bei Vögeln im Gesang können auch z.B. auf Grund der verschiedenen physikalischen Parameter in unterschiedlichen Habitaten erklärt werden (GERHARDT 1983). Aber auch die biologischen Einflüsse in einem Habitat, wie z.B. die Anwesenheit von anderen, ähnlichen Arten (LITTLEJOHN 1977) oder Prädatoren (ENDLER 1983), können zu lokalen Anpassungen führen. In welchem Maße beispielsweise Guppy – Männchen auffällig balzen oder sich eher heimlich eine Kopulation erschleichen, variiert zwischen Populationen in Abhängigkeit vom Prädationsdruck (LUYTEN & LILEY 1985).

Erfolg macht Erfolg

Tandembildung und Kopulationserfolg sind im Enclosure-Experiment nicht zufallsverteilt. Vielmehr erreichen einige Männchen sehr viele Paarungen, während sich etwa die Hälfte der Männchen nicht paart. Eine Kopulation könnte als Verstärkung (*reinforcement*) auf das Männchen wirken (SKINNER 1963).

Auch im Freiland gibt es diese ungleiche Verteilung von Kopulationen in den Revieren. MOORE (1989) beobachtete bei der territorialen Großlibellenart *Libellula luctuosa*, dass sich nur 9% der Männchen verpaarten und dass 70% aller Kopulationen von weniger als 4% der Individuen erzielt wurden. Männchen der Anisopterenart *Nannophya pygmaea*, die Territorien in den zwei besten von 13 Kategorien besetzen konnten, erreichten 60% aller Paarungen (TSUBAKI & ONO 1986). An Prachtlibellen gibt es ähnliche Ergebnisse: in einer Population von *Calopteryx maculata* wurden 74% aller Paarungen von nur 32% der Männchen ausgeführt (WAAGE 1979 b), und in einer Population von *C. virgo* konnten 42% der Männchen kein Revier besetzen und damit keine Kopulation erzielen (LAMBERT 1994).

ALCOCK (1983) beschreibt das Desinteresse von *C. maculata* Männchen an weiteren Weibchen sofort nach einer Paarung, die in das Revier zur Eiablage einfliegen. Der Autor sieht darin eine reduzierte sexuelle Motivation bei Männchen direkt nach einer Paarung mit der Funktion, eine erneute Kopulation mit dem bereits begatteten Weibchen zu vermeiden, da die Männchen „ihr“ Weibchen nicht

von anderen unterscheiden können. Auch ich konnte beobachten, dass es Weibchen gelang, in das Revier von Männchen zu fliegen und dort ungestört Eier zu legen. SIVA- JOTHY und HOOPER (1995) nennen diese Weibchen „*SAG (stealing a guard*)" Weibchen. Die Weibchen zeigten dieses Verhalten bei meinen Untersuchungen aber meist dann, wenn der Revierbesitzer mit Kämpfen oder Paarungsverhalten beschäftigt war. Manchmal bemerkte das territoriale Männchen das neue, von ihm unbegattete Weibchen aber doch später und kopulierte mit ihm.

Dass es keine sexuelle Motivationssenkung nach einer Paarung gibt, konnte ich mit einem Handpaarungsexperiment mit einem Männchen von *C. haemorrhoidalis* nachweisen: dieses Männchen kopulierte bei schlechtem Wetter im Auto zehnmal direkt hintereinander. Diese Zahl hätte wahrscheinlich noch erhöht werden können. Auch in den Enclosure-Versuchen gab es Männchen von *C. splendens*, die achtmal in einer Stunde kopulierten. Desinteresse an Weibchen nach einer Paarung wäre bei Arten, bei denen die Männchen polgyn sind und bei denen sich die Paarungen in limitierten Ressourcen in einer relativ begrenzten Tages – und Jahreszeit abspielen, nicht sinnvoll. Vielmehr sind adulte Libellen, die alle eine relativ kurze Lebenserwartung haben, Opportunisten und müssen jede Chance zur Fortpflanzung nutzen.
Dies zeigt sich auch in dem Ergebnis, dass Männchen nach einer Kopula signifikant mehr Droh- und Revierflüge machten als vor der Paarung. Die Paarung hatte gezeigt, dass es sich um ein wertvolles Revier handelt, das es zu verteidigen lohnt. In Kapitel 4 wird näher darauf eingegangen. Dass Männchen sich entscheiden, mehr Energie zu investieren, wurde auch nach einem Handpaarungs-Versuch deutlich. 84% der Männchen wurden nach der Paarung wieder territorial, obwohl das Revierverhalten an diesem Tag an diesem Bachabschnitt bereits beendet gewesen war.

Männchen reagieren auf die aktuelle Situation im Enclosure

Die Kopulationsdauer in den Enclosure-Versuchen ist länger als die Paarungszeiten im Freiland. Ein möglicher Grund könnte der etwas ungünstige Neigungswinkel der Zeltwände sein, an denen die Tiere meist kopulierten, obwohl im Enclosure auch Pflanzenstengel vorhanden waren. Ein schwerwiegenderer Grund waren aber die Störungen durch andere Männchen, worauf das Paarungsmännchen mit heftigem,

schnellem Schlagen aller vier Flügel oder Ortswechseln reagierte. Durch dieses Abwehrverhalten wurde wahrscheinlich die Kopulationszeit verlängert. Möglicherweise kam es aber auch zu einer dichteabhängige Verlängerung der Paarungszeit, womit die Männchen ihre Paarungspartnerin kurzfristig vor dem erneuten Ergriffenwerden und damit vor der Entfernung ihres eigenen Samens durch ein anderes Männchen bewahrten, denn im Enclosure herrschte eine hohe Dichte. Die Paarungsdauer ist hier nicht nur länger als im Freiland, auch das unterschiedliche Geschlechterverhältnis hat Einfluss auf ihre Länge. Während die Kopula bei einem Geschlechterverhältnis von 1:1 knapp drei Minuten dauerte, paarten sich die Prachtlibellen bei einem Geschlechterverhältnis von 1 Männchen : 0,4 Weibchen bzw. 1 : 0,2 länger als fünfeinhalb Minuten.

Dieses Ergebnis steht im Einklang mit den Ergebnissen von TSUKAMOTO et al. (1994): lange Kopulationen wurden bei der Wanzenart *Parastrachia japonensis* beobachtet, wenn die s*ex-ratio* an den Aggregationsplätzen männchenlastig wurde, was als *mate-guarding* gedeutet werden kann. Dieses unterstützt die Hypothese der "c*onvenience polyandry*", also die Hypothese, dass überflüssige Paarungen stattfinden, wenn die Kosten des Abwehrens der Männchen die Kosten einer Paarung übersteigen würden (PARKER 1979). Diese Bilanzierung (*trade-off*) scheinen auch die Prachtlibellenweibchen in den Enclosure-Versuchen zu machen. Libellen können sich nur paaren, wenn das Weibchen kooperiert. Andernfalls ist es nicht möglich, das Paarungsrad zu bilden (FINCKE 1997). Da die Weibchen im Enclosure in Abhängigkeit von der Männchendichte ihr Verhalten ändern, nehmen sie die Überzahl der Männchen, vielleicht anhand der Häufigkeit der Störungen, wahr. Auch Wolfsmilchkäfer können das Geschlechterverhältnis abschätzen, fand LAWRENCE (1987) heraus. Männchen verlassen häufiger Plätze (*patches*) mit männchenlastiger s*ex-ratio* als mit weibchenlastiger.

ROWE (1992) fand auch heraus, dass sich die Kopulationsdauer bei *Gerris buenoi* mit männchenlastigem Geschlechterverhältnis signifikant erhöhte. Normalerweise beendet das Weibchen die Paarung durch Abschütteln des Männchens. Bei der erhöhten Männchenzahl im Verhältnis zur Zahl der Weibchen ließen die Weibchen jedoch eine längere Bewachungszeit zu und wurden somit nicht so schnell wieder durch andere Männchen gestört und zur Paarung gebracht. Die Dauer der Kopulationen erhöhte sich bei dem verringerten Geschlechterverhältnis bei *Calopteryx splendens.* Die Männchen nehmen die Dichte im Enclosure wahr, was

aus ihrem veränderten Aktivitäts- und Kopulationsverhalten zu schließen ist. Durch die verlängerte Radstellung sichert das Männchen das Weibchen vor dem Ergreifen durch andere Männchen und es kann mehr Zeit auf gründliches Samenausräumen verwenden. Beides ist sinnvoll bei geringer Weibchendichte, denn das erneute Ergreifen eines Weibchens ist schwieriger und das Männchen kann somit mehr Zeit in diese erfolgreiche Paarung investieren. Welcher der beiden Paarungspartner hier die Kopula beendet, ist nicht bekannt, bei den meisten anderen Libellenarten ist es das Männchen. Dass die Radstellung oft abrupt durch das Männchen aufgelöst wird, wurde bereits an *Palaemnema desiderata* (Platystictidae) (GONZÁLES-SORIANO et al. 1982), *Perithemis mooma* (Libellulidae) (WILDERMUTH 1991), *Ischnura aurora* (Coenagrionidae) (ROWE 1978) und *Platycnemis acutipennis* (Coenagrionidae) (HEYMER 1966) nachgewiesen. Die Beendigung der Kopula durch das Weibchen scheint weniger häufig zu sein, aber z.B. MILLER & MILLER (1981) beschreiben dies für die Kleinlibellenart *Enallagma cyathigerum* (Coenagrionidae).

Kopulationsdauer und Spermabehandlung

Die Dauer der ersten und zweiten Kopulation desselben Männchens unterschieden sich in Enclosure-Versuchen bei *C. splendens* nicht. Männchen von Calopterygiden kopulieren auch im Freiland mehrfach an einem Tag, *C. haemorrhoidalis* bis zu achtmal (CORDERO pers. Mitteilung; HILFERT-RÜPPELL 2000). Alle bisher untersuchten Zygopteren übertragen keine Nähr- und Aufbaustoffe (SIVA–JOTHY 1997), so dass das Produzieren von Ejakulaten nicht so energieaufwendig wie z.B. bei Kohlweißlingen (Pieridae) ist (siehe unten) (BISSOONDATH & WIKLUND 1996). So hat auch der Fettgehalt von Männchen der Kleinlibellenart *Coenagrion puella* keinen Einfluss auf die Ejakulatmenge (WEIDLICH 1999). Da bei den Prachtlibellen keinesfalls dauernd Ejakulat übertragen wird - das Ausräumen von Sperma von vorausgegangenen Paarungen aus dem Weibchen bei *C. splendens* und *C. haemorrhoidalis* im Mittel fast 95 % der Kopulationszeit aus (vergl. Tab. 5.2; vergl. LINDEBOOM 1996) – ist die Spermamenge eher gering. LINDEBOOM (1996) gibt für *C. splendens* ein Spermavolumen von knapp 0,12 mm^3 an, während SIVA-JOTHY & HOOPER (1995) im Spermavesikel der Männchen von *C. splendens xanthostoma* 0,999 mm^3 bzw. in der bursa copulatrix der Weibchen nach der Kopulation 0,979 mm^3 Sperma gemessen haben. Diese Werte liegen um eine Zehnerpotenz höher als die von Lindeboom. Bedenkt man jedoch die Kleinheit der

Organe der Prachtlibellen, so beruhen die Werte von SIVA-JOTHY & HOOPER wohl auf einem Schreibfehler.

Der Hauptteil der Kopulationszeit wird hier also mit dem sorgfältigen Entfernen des fremden Spermas und damit mit dem Erhöhen der Wahrscheinlichkeit, dass der eigene Samen die Eier bei der nachfolgenden Eiablage befruchten wird, zugebracht. Bei der Zygoptere *Ischnura elegans* können Männchen feststellen, ob Weibchen bereits fremdes Sperma enthalten und variieren davon abhängig die Kopulationszeit (CORDERO & MILLER 1992). Hingegen übertragen Schmetterlinge während der gesamten Kopulationsdauer neben den Spermien auch Nährstoffe (BISSOONDATH & WICKLUND 1995). Bei ihnen ist der Mechanismus des Samenentfernens nicht beschrieben, vielmehr verpfropfen einige Arten die Geschlechtsöffnung der Weibchen, um diese an weiteren Kopulationen zu hindern und um somit die Konkurrenz um die Befruchtung der Eier, die Spermienkonkurrenz (PARKER 1970), zu verringern.

Wie beeinflusst die Weibchenverfügbarkeit die Aktivität im Enclosure?

Der Einfluss der s*ex-ratio* wird nicht nur bei der Paarungsdauer sondern auch bei der Aktivität im Enclosure deutlich: bei verringertem Weibchenangebot flogen die Männchen weniger häufig, es kam aber in allen Versuchen bei etwa 9 % der Flüge zu einer Tandembildung. Daraus lässt sich schließen, dass bei den Versuchen mit weniger Weibchen zwar die Konkurrenz der Männchen um die Weibchen höher war, die Weibchen aber fast ständig im Tandem bzw. Rad waren. Damit wurden Flüge für die Männchen unnötig, während bei einem Geschlechterverhältnis von 1:1 auch immer so viele Weibchen zur Verfügung standen wie Männchen gerade „frei" waren. Dass die Weibchenverfügbarkeit einen großen Einfluss hat, zeigen auch die Ergebnisse der Versuche, bei denen Männchen mehrere Tage ohne Weibchen gehalten und dann mit ihnen zusammen gesetzt wurden. Dieses soll im Folgenden behandelt werden.

Prachtlibellenmännchen, die drei Tage ohne Weibchen im Enclosure gehältert wurden, kopulierten 1,5 mal so lang wie Frischgefangene. Zudem waren die gehälterten Männchen erfolgreicher in der Bildung des Kopulationsrades, sie waren aggressiver und versuchten häufiger, Weibchen zu packen oder Tandems zu trennen und balzten weniger als frisch gefangene Männchen. Diese Ergebnisse lassen den Schluß zu, dass der Antrieb zur Paarung staubar ist. Durch die

experimentell bewirkte sehr geringe Weibchendichte, die die Männchen in den drei Tagen der Hälterung wahrnehmen mussten, versuchten die Männchen, sich die Weibchen schnell und oft ohne Balz zu packen. Erreichten sie ein Kopulationsrad, kam es wahrscheinlich zu den längeren Kopulationszeiten, weil die Männchen intensiver versuchten, Samen aus möglichen vorhergehenden Kopulationen gründlich aus dem Weibchen auszuräumen. Damit erhöhten sie die Wahrscheinlichkeit, dass ihr Samen die Eier bei der Eiablage befruchten würde. Dies deutet darauf hin, dass die Männchen die Weibchenverfügbarkeit wahrnehmen und ihr Verhalten darauf abstimmen können: während bei der geringen Weibchenverfügbarkeit bei den gehälterten Männchen das gründliche Samenausräumen wahrscheinlich das vorrangige Ziel, stand bei den Männchen im Enclosure mit ausgeglichenem Geschlechterverhältnis nach einer Paarung das Erreichen von weiteren Kopulationen im Vordergrund.

Das Fazit ist: Weibchenverfügbarkeit steuert das Kopulationsverhalten der Männchen. Kopulationen verstärken die Anstrengungen und den Erfolg der Männchen.

Anhang

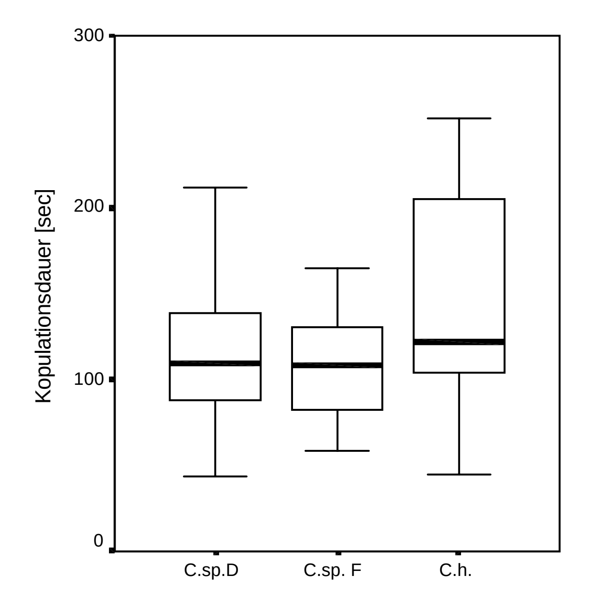


Abb.A 5.1: Mittlere Kopulationsdauer am Tag ± SD von *C. splendens* an der Oker (C.sp. D) und an La Chapelette (C.sp. F) sowie von *C. haemorrhoidalis* (ANOVA)

Tab.A 5.1: Vergleich der Kopulationsdauer nach vorheriger Balz, ohne Balz und am Schlafplatz von *C. splendens*
a) an der Oker 1996 und 1997
b) an La Chapelette 1996
mD= mittlere Differenz in Sekunden, p= Signifikanz, (ANOVA, post-hoc-Test nach Tukey)

a)

Oker	Kopulation nach Balz	Kopulation ohne Balz	Kopulation am Schlafplatz
Kopulation nach Balz		mD= 3,8 p= 0.978	mD= -291,3 p= 0.00
Kopulation ohne Balz			mD= -295,0 p= 0.00

b)

La Chapelette	Kopulation nach Balz	Kopulation ohne Balz	Kopulation am Schlafplatz
Kopulation nach Balz		mD= -2,1 p= 0.995	mD= -103,6 p= 0.000
Kopulation ohne Balz			mD= -101,5 p= 0.00

6 Variationen im alternativen Fortpflanzungsverhalten

6.1 Einleitung

Mit dem wachsenden Wissen über Fortpflanzungssysteme wird immer deutlicher, dass artspezifisches Fortpflanzungsverhalten sowohl zwischen Populationen als auch innerhalb der Population variieren kann (EMLEN & ORING 1977). Unterschiede zwischen Populationen beruhen meist auf ökologischen Verschiedenheiten, da Individuen auf ihre Umwelt so reagieren sollten, dass sie ihre allumfassende Gesamtfitness (*inclusive fitness*, s. Kap. 1) maximieren (WILSON 1975; WITTENBERGER 1979). Unterschiede innerhalb einer Population lassen sich jedoch nicht so leicht erklären, da hier mindestens zwei Gruppen innerhalb der Population im gleichen Habitat auf gleiche Umwelteinflüsse mit unterschiedlichen Taktiken reagieren (WALTZ 1982).

Alternative Fortpflanzungstaktiken sind bei einer Reihe von Tieren bekannt, sie treten sowohl bei Wirbeltieren (z.B. bei Rentieren, Robben (LE BOEUF 1974), Vögeln und Fröschen (EMLEN 1976)), als auch bei Wirbellosen (z.B. bei Käfern (LAWRENCE 1987), Wespen (NONACS 1995) und Libellen (FORSYTH & MONTGOMERIE 1987)) auf. Nach WALTZ (1982) “parasitiert” meist eine Taktik die andere: die dominante Taktik zeigen Männchen, die entweder ein Territorium oder eine Gruppe von Weibchen verteidigen und damit den Zugang zu Paarungspartnerinnen haben. Satelliten-Männchen hingegen wenden eine nicht-agonistische Taktik an und bekommen so den Zugang zu Weibchen, der direkt oder indirekt durch die dominanten Männchen kontrolliert wird. Diese “Satellitenkategorie” umfasst ein Reihe von Taktiken, welche Männchen zeigen, die z.B.

1) durch mehrere Territorien streifen (ALCOCK et al. 1977),
2) in der Nähe eines Dominanten bleiben und versuchen, sich eine Paarung zu erschleichen, wenn der Territoriumsbesitzer abgelenkt ist (CLUTTON-BROCK et al. 1979) und
3) eine längere Verbindung zu einem Territorium halten und Weibchen abfangen, die sich dem Dominanten nähern (HOWARD 1978).

Da alternative Taktiken bei vielen verschiedenen Tierarten verbreitet sind, sollte es sich nicht um ein vorübergehendes Phänomen handeln. So stellt sich die Frage, wieso es eine stabile Koexistenz der verschiedenen Taktiken geben kann, insbesondere, weil Männchen, die alternative Paarungstaktiken anwenden, häufig

einen geringeren Kopulationserfolg als territoriale Männchen haben (PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996).

Das Fortpflanzungssystem von Prachtlibellen basiert auf einer Promiskuität mit Ressourcenverteidigung (EMLEN & ORING 1977; MEEK & HERMAN 1990): Männchen monopolisieren Eiablageplätze als Territorien, in denen sie die Weibchen meist vor der Paarung anbalzen. Neben diesem Territorialverhalten sind aber auch alternative Taktiken der Männchen beschrieben worden (FORSYTH & MONTGOMERIE 1987; PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996; HILFERT & RÜPPELL 1997). Eiablageplätze haben eine Schlüsselfunktion bei Calopterygiden, denn sie beeinflussen die Verbreitung und Aktivität beider Geschlechter (ALCOCK 1987; CÓRDOBA-AGUILAR 2000; WAAGE 1987; CONRAD & HERMAN 1990; MEEK & HERMAN 1990). Zunehmende Konkurrenz zwischen Männchen, häufig durch Mangel an Eiablageplätzen und damit guten Territorien hervorgerufen, führt zu Auseinandersetzungen zwischen den Männchen (MEEK & HERMAN 1990; FINCKE 1997) und zu alternativem Reproduktionsverhalten (PAJUNEN 1966; TSUBAKI & ONO 1986; FORSYTH & MONTGOMERIE 1987; PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996; HILFERT & RÜPPELL 1997). Dieses Verhalten wiederum lässt das Risiko der Prädation, der Verletzung und auch die Zeit- und Energiekosten für die Libellen steigen (THORNHILL & ALCOCK 1983). Männchen müssen diese Kosten und Nutzen abwägen und sich für eine Paarungstaktik entscheiden, um ihren Lebenszeit-Fortpflanzungserfolg (*lifetime reproductive success*) optimieren zu können (ANDERSSON 1994).

Ziel dieses Kapitels ist es, Antworten auf die folgenden Fragen zu finden:

1. Wie lässt sich das alternative Fortpflanzungsverhalten beschreiben und wie ist seine geographische Variation?
2. Weisen Männchen, die alternative Paarungstaktiken zeigen, besondere morphologische Parameter auf?
3. Welche Faktoren beeinflussen die Entscheidung der Männchen für eine bestimmte Paarungstaktik?

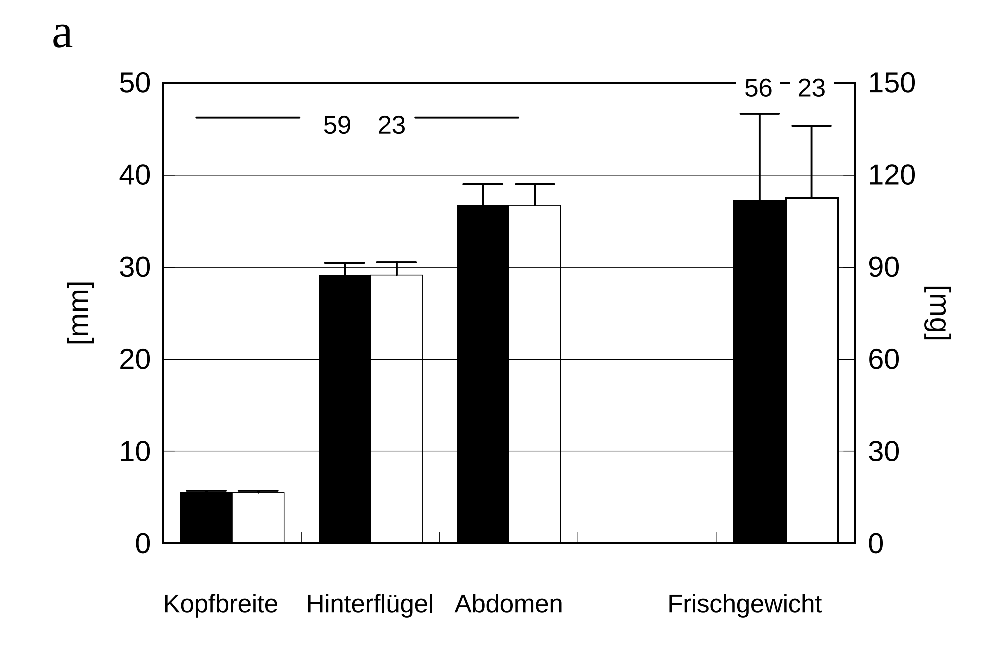
Ergebnisse

6.2 Männchendichte und Körpermaße

Sowohl bei *C. splendens* an der Oker in Norddeutschland als auch an La Chapelette in Südfrankreich konnte alternatives Fortpflanzungsverhalten beobachtet werden, d.h., die Männchen versuchten tagsüber und auch am Schlafplatz ohne Balz Weibchen zu greifen und zur Kopula zu bringen. *C. haemorrhoidalis* kopulierte im Untersuchungszeitraum hingegen am Canal de Vergière nur, nachdem die Männchen gebalzt hatten.

Zu Beginn der Saison 1997 (19.07.-24.07.) konnte eine geringe Männchendichte (48±12) im Untersuchungsabschnitt an der Oker beobachtet werden, die mit fortschreitender Flugzeit zunahm: im Zeitraum vom 25.07.-05.08. flogen 150±37 Männchen, vom 06.08.-20.08. 120±23 Männchen im Beobachtungsgebiet. Der Anteil von nicht-territorialen zu territorialen Männchen stieg signifikant mit fortschreitender Flugsaison, parallel mit zunehmender Männchendichte und Verfügbarkeit von flutenden Wasserpflanzen als geeignete Eiablagesubstrate (χ^2= 18,712; p=0,000; N=318; Tab. 6.1). Territoriale und nicht-territoriale Männchen unterschieden sich nicht in den untersuchten Körperparametern, weder über 4 Wochen (Abb. 6.1 a) noch über 14 Wochen gepoolt (T-Test; Abb. 6.1 b).

a



b

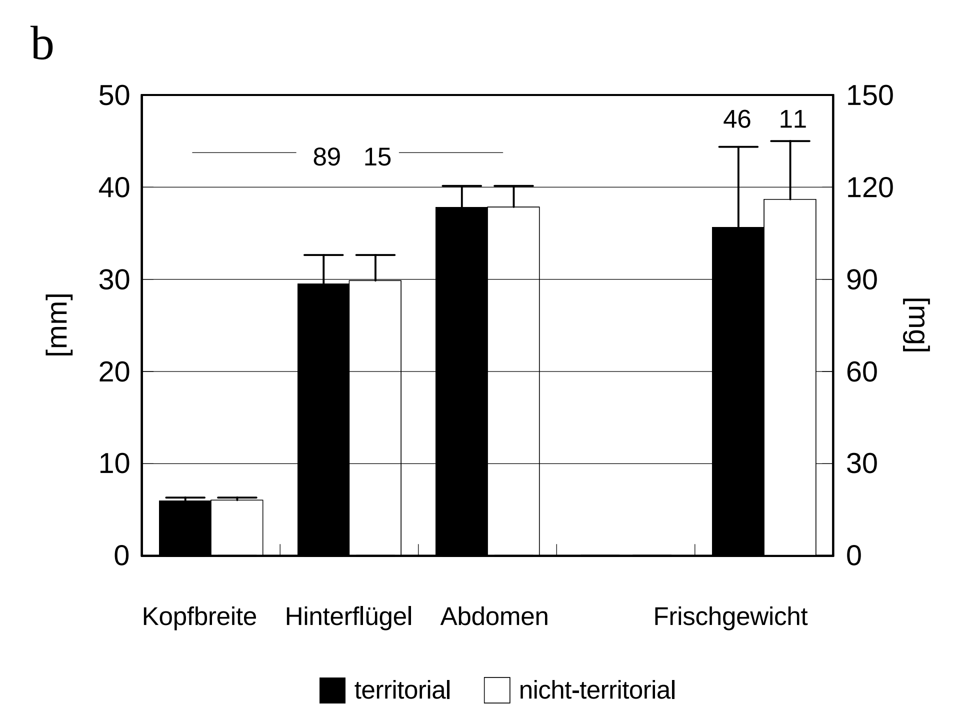


Abb.6.1: Mittelwerte ± Standardabweichung der Körpermaße von *Calopteryx splendens* Männchen mit territorialer (schwarze Säulen) und alternativer Paarungstaktik (weiße Säulen) an der Oker a) 1996, b) 1997. Stichprobenumfang über den Säulen.

Tab.6.1: Männchendichte und Häufigkeiten von ausgewählten Elementen des Fortpflanzungsverhaltens von *Calopteryx splendens* zu drei verschiedenen Untersuchungszeiträumen im Jahr 1997 an der Oker. Statistisch wurden Unterschiede mit dem χ^2-Test nach Pearson getestet. M= Männchen, W= Weibchen

	19.07.-24.07.	**25.07.-05.08.**	**06.08.-20.08.**	χ^2; p
M territorial **M nicht-territorial**	43 5	102 48	66 54	18,7; 0,000
M verfolgen W nicht **M verfolgen W**	41 7	126 24	85 35	8,34; 0,015
eierlegendes W flieht **eierlegendes W wird ergriffen**	0 6	3 6	15 11	7,11; 0,029
Eiablage über Wasser **Eiablage unter Wasser**	4 6	2 20	0 27	12,8; 0,002

6.3 Alternative Paarungstaktiken am Tage

Die Fortpflanzungsaktivität von *C. splendens* am Tage begann mit dem Aufwärmen und nachfolgenden Nahrungsflügen an sonnenbeschienenen Bereichen am Flussufer der Oker und La Chapelette. Dabei versuchten die Männchen, Weibchen zu ergreifen. An der Oker konnten morgens zwischen 8:00 und 10:00 Uhr 9 Tandems, an La Chapelette 14 Tandems beobachtet werden, erfolgreiche Kopulationen waren jedoch selten: an der Oker 5 Kopulationsräder, an La Chapelette 6. Die Männchen wurden im Laufe des Morgens etwa gegen 10:00 Uhr bei geringen Männchendichten territorial, oder sie zeigten eine nicht-territoriale Fortpflanzungstaktik bei höheren Dichten. Es konnten folgende Taktiken unterschieden werden:

1. Männchen versuchten, sich in ein Revier eines Männchens einzuschleichen und dort ein Weibchen zur Kopula zu bringen (*sneaking*, N= 27).
2. Männchen verfolgten Weibchen, die an ihnen vorbei flogen (*pursuing females*, N=66).

3. Männchen versuchten bei einem bereits gebildeten Tandem das Tandemmännchen vom Weibchen im Sitzen oder im Flug zu separieren und sich selbst anzukoppeln (N=5).
4. Männchengruppen mit Individuenzahlen bis zu 12 flatterten über Wasserpflanzenpolstern (4-6 m^2) und verfolgten gemeinsam Weibchen (*water-lurking*). Sie zeigten niemals Drohverhalten gegeneinander, wie es bei territorialen Männchen üblich ist. (Der Stichprobenumfang kann hier nicht angegeben werden, da immer wieder unmarkierte Männchen in den Gruppen auftauchten, und die Beteiligten häufig die Gruppen wechselten oder den Beobachtungsbereich ganz verließen.)

Das Ziel all dieser nicht-territorialen Männchen war es, ein Weibchen ohne Balz zu greifen und eine Kopulation zu erreichen. Insgesamt konnten 1996 und 1997 65 Tandembildungen ohne vorhergehende Balz an der Oker und 47 an La Chapelette beobachtet werden. Die Erfolgsrate der Männchen korrelierte mit dem Auftreten von Balz: nach vorhergehender Balz konnten 97% der Männchen an der Oker aus dem Tandem (= Praekopula) ein Rad (= Kopula) bilden (N= 68). Männchen, die eine alternative Taktik ohne Balz anwendeten, waren weniger erfolgreich mit 68,2% (N= 44). An La Chapelette waren die Beobachtungen ähnlich: nach vorhergehender Balz wurde aus allen gebildeten Tandems auch Kopulationsräder (n= 8), ohne Balz lag die Erfolgsrate der Männchen bei 74,3% (N= 35).
Bei hohen Männchendichten an der Oker wurden vorbeifliegende Weibchen häufiger verfolgt und eierlegende Weibchen häufiger gestört (Tab. 6.1): mehr Weibchen unterbrachen die Eiablage und flohen, und auch der Anteil an Weibchen, die bei der Eiablage von Männchen ohne Balz ergriffen wurden, stieg signifikant an (χ^2= 7,11; p= 0,029; N= 41). Die Weibchen aggregierten zunehmend bei der Eiablage, d.h., wo sich ein Weibchen zur Oviposition niedergelassen hatte, kamen eins oder mehrere dazu. Während im ersten Beobachtungszeitraum (19.07.-24.07.) nur 4 aggregierende Weibchen bei 2 Beobachtungen erfaßt werden konnten, waren es im zweiten (25.07.-25.08.) 10 Weibchen (N= 4 Beobachtungen) und im dritten (06.08.-20.08.) 19 Weibchen (N= 9 Beobachtungen).
Mit zunehmender Männchendichte im Laufe der Saison nahm auch das Verhältnis von Unterwasser- zu Überwasser-Eiablagen signifikant zu (χ^2= 12,83; p= 0,002;

N= 59). Weibchen nutzten Stängel von flutenden Wasserpflanzen, um sich wie mit einem “Fahrstuhl” unter Wasser ziehen zu lassen. Dort kletterten sie häufig noch weiter zu einer geeigneten Eiablagestelle an der Pflanze. Waren die Weibchen noch nicht sehr tief abgetaucht, versuchten Männchen, Weibchen auch unter Wasser zu ergreifen. Von 12 beobachteten Versuchen waren 4 erfolgreich. Wenn ein Weibchen ergriffen wurde, bevor es abtauchen konnte, kamen häufig andere Männchen herbeigeflogen und griffen das Tandem an. Einige Paare kopulierten auf den flutenden Wasserpflanzen ohne erneut aufzufliegen. Sie waren so zwar schwerer durch andere Männchen anzugreifen, hatten aber ein erhöhtes Prädationsrisiko (s. Kap. 4.4).

An La Chapelette in Südfrankreich wurden Weibchen von *C. splendens* ebenfalls bei der Eiablage durch Männchen gestört. Von 35 eierlegenden Weibchen über Wasser wurden 16 von Männchen ergriffen und 11 davon zur Kopulation gebracht. Nur zwei Ovipositionen konnten unter Wasser beobachtet werden, was hier aber auch schwierig war, da Blätter der Wasserpflanze *Potamogeton natans* nahezu die gesamte Wasseroberfläche bedeckten. Auch hier aggregierten die Weibchen – bis zu vier Individuen auf einer Blattfläche von ca. 25 x 25 cm - bei der Eiablage.

Außerdem wurde auch hier das Verfolgen von Weibchen durch Männchen registriert.

6.4 Alternative Paarungstaktiken am Schlafplatz

Prachtlibellen versammeln sich zum Übernachten in bestimmten Pflanzen (wie z.B. Rohrglanzglanz, Brombeeren oder Weidenbüschen) am Ufer ihres Fortpflanzungsgewässers. An solchen Schlafplätzen wurden insgesamt 80 Tandembildungen an der Oker und an La Chapelette beobachtet, die alle ohne vorhergehende Balz stattfanden. An der Oker betrug die Männchendichte zwischen 10 und 25 Männchen pro 10 m Uferlänge. Das operationale Geschlechterverhältnis (*operational sex ratio*, OSR) betrug etwa 2:1 (Gesamt: 135 Männchen : 72 Weibchen an 10 Beobachtungsabenden bzw. -morgen).

An La Chapelette konnten pro 10 m Flußufer 7 – 35 Männchen gezählt werden. Das OSR betrug 2,4:1 (156 Männchen : 64 Weibchen an 5 Beobachtungsabenden bzw. -morgen).

Im Folgenden wird das Schlafplatzverhalten an der Oker im Detail beschrieben:

Die Männchen erschienen an 6 Beobachtungsabenden im Mittel 21,5 ± 9,8 Minuten früher am Schlafplatz als die Weibchen (Abb.6.2).

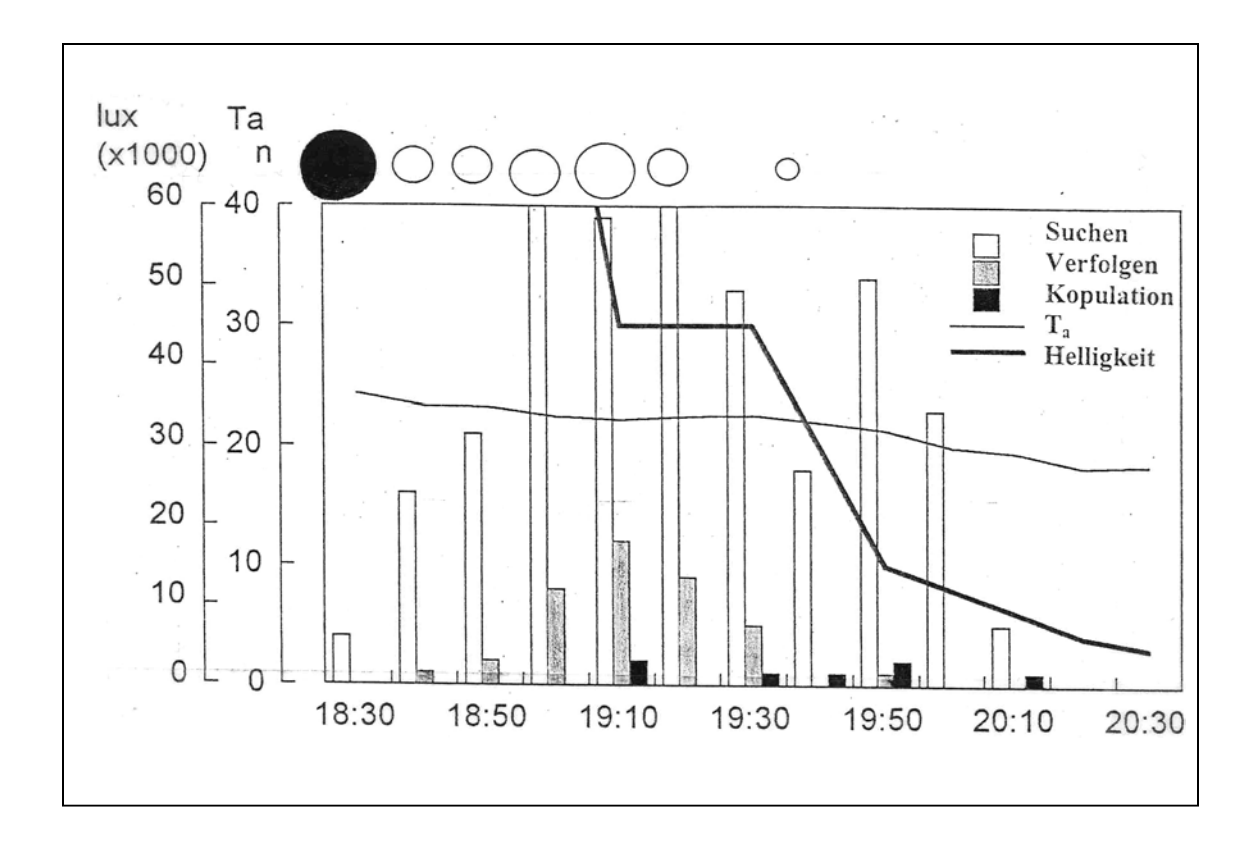


Abb.6.2: Ankunft von Männchen (schwarzer Kreis) und Weibchen (weiße Kreise) an einem beispielhaften Abend am Schlafplatz an der Oker. Auf der ersten Abszisse können die Helligkeit (lux) (dicke schwarze Linie) und auf der zweiten Abszisse die Lufttemperatur (ambient temperature= T_a) (dünne schwarze Linie), auf der Ordinate die Uhrzeit abgelesen werden. Die Anzahl der Suchflüge der Männchen nach Weibchen, Verfolgungsflüge (Männchen verfolgt Weibchen) und Kopulationen bezieht sich ebenfalls auf die zweite Abszisse (N).

Die Männchen suchten den Schlafplatz in einem typischen Suchflug nach ruhenden Weibchen ab. Viedeoanalysen zeigten, dass die Fluggeschwindigkeit unter 1m s^{-1} betrug, und dass die Flugrichtung häufig gewechselt wurde. Diese Suchflüge waren

nur etwa maximal 20 Sekunden lang, dann setzten sich die Männchen in die Vegetation und starteten kurz darauf zu einem erneuten Suchflug.
Fand ein Männchen bei diesen Suchflügen ein ruhendes Weibchen, versuchte es das Weibchen im Nacken zu greifen, um ein Tandem zu bilden. In allen Fällen, insgesamt wurden mehr als 300 Angriffe beobachtet, versuchten die Weibchen, das Männchen durch schnelles Flügelschlagen im Sitzen, durch Sich-fallen-lassen in die Vegetation oder durch Wegfliegen abzuwehren.
Die Männchenangriffe nahmen mit abnehmender Sonnenstrahlung und somit abnehmender Helligkeit zu (Pearson Korrelation, $R = 0,319$; $p = 0,04$; $N= 42$). Die Lufttemperatur sank und damit einhergehend allmählich auch die Aktivität am Schlafplatz. Der letzte Flug am Schlafplatz fand von einem Männchen bei 18,6° C ($N=78$) statt, während der erste am Morgen ebenfalls von einem Männchen bei 17,1° C beobachtet werden konnte.

Am Abend (erste Beobachtung bei 21,8° C; $N=7$) und am Morgen nahmen beide Geschlechter eine besondere Aufwärmhaltung ein: sie breiteten ihre normalerweise zusammengelegten Flügel zu beiden Seiten in einem Winkel von etwa 50° aus (Abb. 6.3). Die Temperatur, die auf der Flügeloberfläche von zwei toten Prachtlibellen gemessen werden konnte, war auf der dunkel gefärbten Fläche des Männchens 1-2° C ($N=3$) höher als auf der hellen Flügeloberfläche des Weibchens.

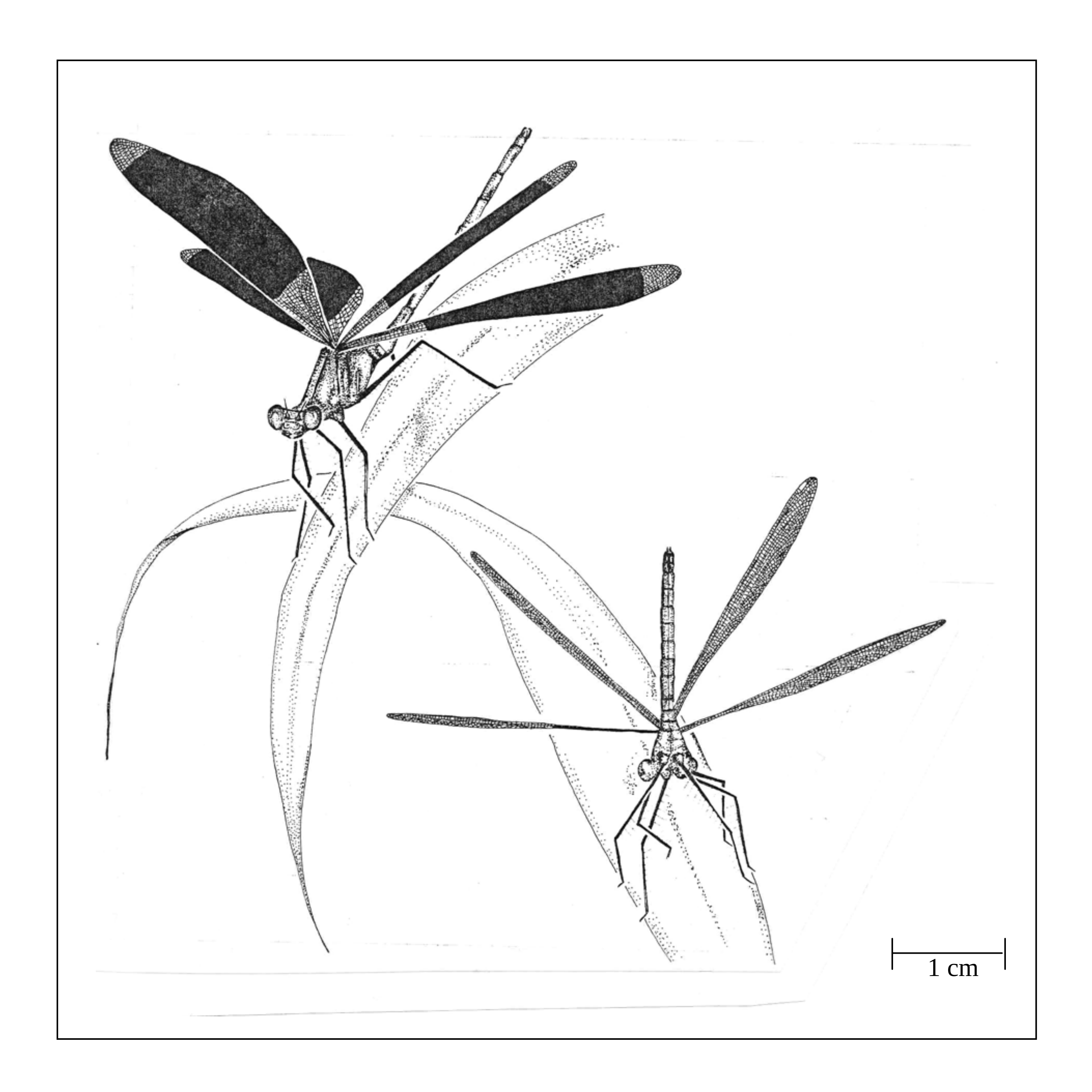


Abb.6.3: Aufwärmhaltung von *C. splendens* morgens und abends am Schlafplatz (links Männchen mit dunklen Flügeln, rechts Weibchen mit hyalinen Flügeln).

Aus dieser Aufwärmposition heraus starteten die Männchen und versuchten die Weibchen zu greifen, die nicht mehr am Abend oder noch nicht am Morgen fliegen

konnten. Insgesamt gelang es den Männchen an der Oker 45 mal, ein Tandem zu bilden, doch es kam nur 27 mal zur Kopulation, d.h., die Erfolgsrate der Männchen lag bei 60 %. An La Chapelette war die Erfolgsrate der Männchen mit 48,6 % geringer, was aber keinen signifikanten Unterschied ausmacht (χ^2= 0,3; p=0,581). Es gelang ihnen nur 17 mal, aus den 35 Tandems ein Paarungsrad zu bilden. Die Paarungen am Schlafplatz dauerten an der Oker im Mittel 431±190 Sekunden, was sie signifikant von denjenigen an La Chapelette unterschied, die durchschnittlich nur 213±58 Sekunden lang waren (Mann-Whitney-U-Test; p=0,001). Sie waren damit an der Oker 3,5 mal bzw. an La Chapelette fast doppelt so lang wie Kopulationen ohne Balz, die tagsüber stattfanden (s. Kap. 5). Die Kopulationsrate pro Männchen (bei insgesamt 135 am Schlafplatz versammelten Männchen) an der Oker betrug 0,2, an La Chapelette (bei insgesamt 156 Männchen) war sie mit 0,1 nur halb so hoch (Abb. 6.4), was einen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Populationen ausmacht (χ^2= 4,67; p=0,031).

Die Aktivität am Schlafplatz beschränkte sich nicht auf Männchen mit einer bestimmten Paarungstaktik: Männchen, die versuchten am Schlafplatz eine Kopulation zu erzielen, konnten am Tag territorial gewesen sein oder eine alternative Paarungstaktik gezeigt haben bzw. konnten nach einer Schlafplatzkopula am Morgen territorial werden.

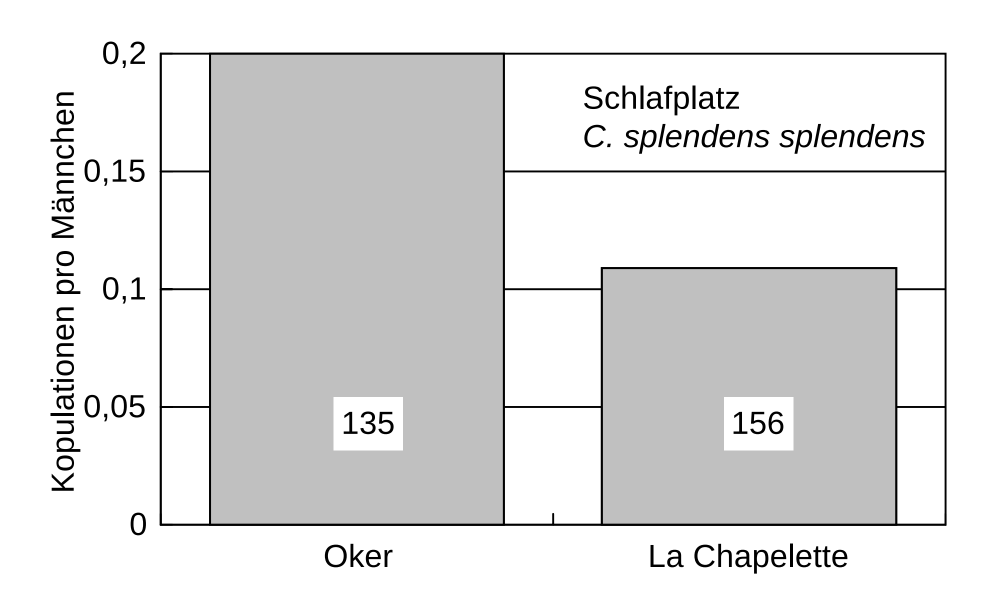


Abb.6.4: Kopulationen pro Männchen von *C. splendens* am Schlafplatz an der Oker und an La Chapelette. Anzahl an Männchen in den Säulen.

Wenn nicht sofort aus dem Tandem ein Paarungsrad wurde, versuchten die Männchen dennoch längere Zeit die Radbildung. Diese erfolglosen Versuche wurden beobachtet und deren Dauer gemessen. Sie betrug im Mittel an der Oker etwas mehr als 10 Minuten, an La Chapelette etwa 6,5 Minuten und unterscheidet sich nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test, p= 0,163) (Abb. 6.5).

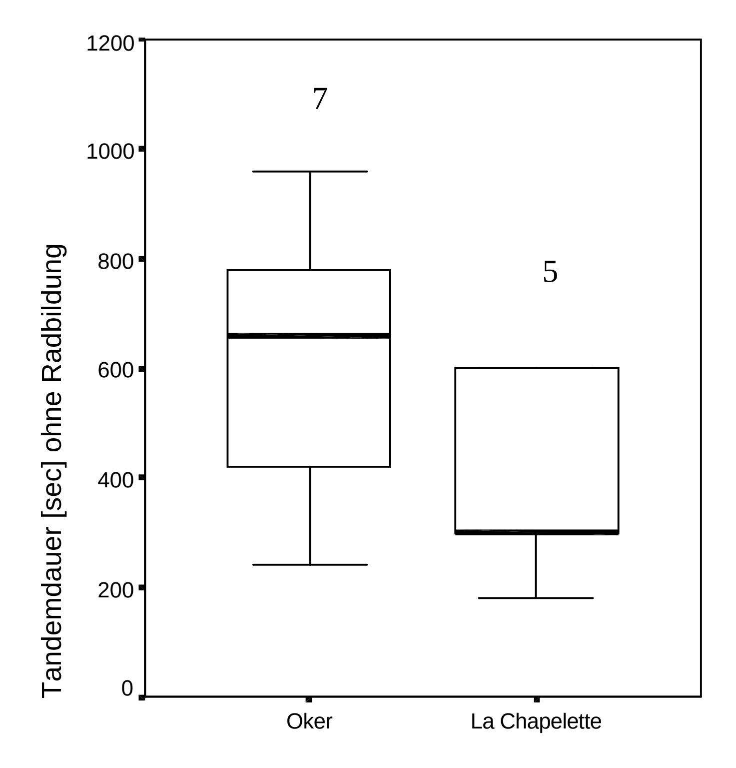


Abb.6.5: Dauer, mit der Männchen von *C. splendens* an der Oker und an La Chapelette erfolglos versuchten, aus einem Tandem ein Rad zu bilden. N über den Plots.

6.5 Mehr Verletzungen bei der nördlichen Population

Bei allen Aufnahmen der Maße der Libellen wurden auch die Verletzungen, d.h. beschädigte Flügel und Beinverluste, notiert. Diese Beschädigungen könnten ein Maß für die Intensität des alternativen Fortpflanzungsverhaltens von *C. splendens* sein.

An der Oker waren von den 1911 untersuchten Männchen 345 beschädigt, was 18,05% ausmacht (Abb.6.6). Dies ist signifikant ein größerer Anteil als an La Chapelette, an der bei 12,97% von insgesamt 856 gefangenen Männchen

Verletzungen festgestellt wurden (χ^2= 11,11; p=0,001). Auch bei den Weibchen war die Verletzungsrate an der Oker mit 24,07% signifikant höher als die an La Chapelette mit nur 8,11% (χ^2= 10,26; p=0,001). An der Oker wurden insgesamt 224 Weibchen, an La Chapelette 80 Weibchen untersucht.

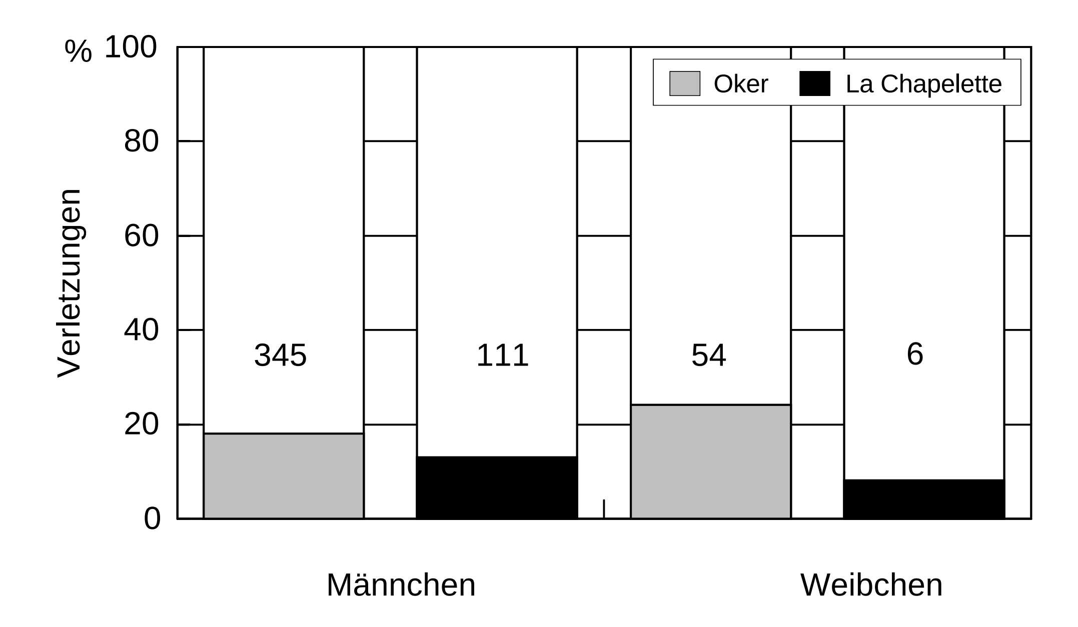


Abb.6.6:Verletzungen (beschädigte Flügel und Beinverluste) von Männchen und Weibchen von *C. splendens* an der Oker (graue Säulen) und an La Chapelette (schwarze Säulen). N in den Säulen.

6.6 Wechsel der Paarungstaktik

Diejenigen Männchen an der Oker, die versuchten, am Abend ohne Balz am Schlafplatz zu Kopulationen zu kommen, zeigten tagsüber verschiedene Paarungstaktiken. Mit zunehmender Männchendichte vom 25. Juli an stieg auch die allgemeine Aktivität der Männchen und die Häufigkeit von alternativen Taktiken. So verfolgten die Männchen vorbeifliegende Weibchen z.B. signifikant häufiger (χ^2= 8,336; p= 0,015; N= 318) (Tab.6.1).

Der Wechsel von Paarungstaktiken wurde von Kopulationen beeinflusst: nach Handpaarungen wechselten alle 5 so beeinflussten Männchen von C. splendens an der Oker ihre Taktik. Zeigten sie zuvor sneaking oder waterlurking, so wurden sie territorial (N= 5).

Folgende Antworten lassen sich auf die eingangs gestellten Fragen geben:

1. Beim alternativen Fortpflanzungsverhalten von *C. splendens* ließen sich verschiedene Taktiken beobachten. Besonders ausgeprägt war das Schlafplatzverhalten. Hier kam es zu Kopulationen ohne Balz bei niedrigen Lufttemperaturen, bei denen die Weibchen häufig schlechter fliegen konnten als die Männchen. Die nördlicher verbreitete Population von *C. splendens* zeigte ein ausgeprägteres alternatives Fortpflanzungsverhalten als die südlicher vorkommende Population. Bei *C. haemorrhoidalis* konnten keine Schlafplatzkopulationen und auch am Tage kaum Paarungen ohne Balz beobachtete werden.
2. Männchen, die alternatives Fortpflanzungsverhalten zeigten, unterschieden sich in ihren Körperparametern nicht von territorialen Männchen.
3. Kopulationen beeinflussen die Entscheidung der Männchen für eine bestimmte Paarungstaktik. Nach Handpaarungen wechselten Männchen mit alternativer Taktik zur Territorialität.

6.7 Diskussion

Alternatives Fortpflanzungsverhalten

Während *C. haemorrhoidalis* im Untersuchungszeitraum kein alternatives Fortpflanzungsverhalten zeigte, kam dieses bei *C. splendens* sowohl an der Oker als auch an La Chapelette häufig vor. Das Fortpflanzungsverhalten der Prachtlibellenmännchen kann als konditionale Strategie bezeichnet werden (ALCOCK 1983). Es ist nicht nur eine Verhaltensweise die richtige, oder im Sinne der besten Weitergabe der Gene die beste, sondern es können verschiedene sein. Das Individuum nutzt variable Anhaltspunkte, wie z.B. die Populationsdichte oder das Verhalten seiner Konkurrenten, um zu bestimmen, wann eine Option zu wechseln ist. Die Tiere müssen sich also taktisch verhalten und den eigenen Vorteil durch eine Entscheidung herbeiführen. Die Fähigkeit dafür liefern genetische Dispositionen, sozusagen freie Möglichkeiten, die je nach Umwelt- und eigener Kondition eingeschaltet werden (ALCOCK 1983).

Prachtlibellenmännchen entscheiden sich nicht frühzeitig in ihrem Leben für eine Paarungstaktik, wie dies bei manchen Tierarten der Fall ist (GROSS & CHARNOV 1980), sondern je nach Erfolg bleiben oder wechseln die Männchen von einer Taktik zur anderen. Damit ist auch zu erklären, warum keine Unterschiede in den Körperparametern zwischen territorialen und alternativen *C. splendens* Männchen an der Oker zu finden sind.

Das Auftreten von zwei oder mehreren Taktiken lässt die Frage nach dem Reproduktionserfolg der Männchen aufkommen, denn warum gibt es Individuen, die eine Paarungstaktik verfolgen, die ihnen möglicherweise weniger Nachkommen sichert als eine andere Taktik?

PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) schätzen den Reproduktionserfolg von territorialen Männchen in ihrem Gebiet in Südfrankreich bei *C. splendens xanthostoma* um das Tausendfache höher ein als den von nicht-territorialen Männchen. Dagegen sprechen FORSYTH & MONTGOMERIE (1987) bei *C. maculata* von einem maximalen täglichen Reproduktionserfolg (*eggs fertilized per day*) von 51% bei Männchen, die sneaking zeigen im Vergleich zum durchschnittlichen Reproduktionserfolg eines territorialen Männchens. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt auch CONVEY (1989) bei der Anisopteren *Libellula quadrimaculata*. FORSYTH & MONTGOMERIE (1987) fanden heraus, dass in ihrem Untersuchungsgebiet ältere Männchen von *C. maculata* versuchten, sich in

ein Territorium zu schleichen und dort eierlegende Weibchen ohne Balz zur Kopula zu bringen (*sneaking*). Die Autoren begründen dieses Verhalten damit, dass ältere Männchen nicht mehr genug Energie aufbringen können, um ein Revier zu erobern. Statt aber ohne Paarungen auszugehen, wählen sie die alternative Taktik und machen damit das Beste aus einer schlechten Situation (*make the best of a bad situation*, ALCOCK 1983). Diese „schlechte Situation“ war an der Oker und an La Chapelette die hohe Männchendichte. Alternative Paarungstaktiken waren im Freiland sowohl an der Oker als auch an La Chapelette zahlreich. Sie kamen bei einer hohen Männchendichte, als das Territorialsystem fast vollständig zusammenbrach, nahezu ausschließlich vor. Nach welchen Kriterien wählen die Männchen ihre Taktik? Was ist das Erfolgsprinzip?
Unabhängig von physischen Faktoren waren in dieser Untersuchung diejenigen Männchen erfolgreich, die Kopulationen hatten. GROSS (1996) hält es für evident, dass alternative Paarungstaktiken durch geringe Hormonveränderungen gesteuert werden können. Nach einer Kopulation kann es im Oberschlundganglion der Männchen zu einer verstärkten Ausschüttung von Neurohormonen kommen, die den sexuellen Antrieb dieser Tiere verändert und damit ihre Entscheidung (*decision making*) für eine Taktik beeinflusst. Männchen, die mit ihrer aktuellen Paarungstaktik Erfolg haben, können sich dadurch entscheiden, bei ihr zu bleiben. Männchen können auch durch die Motivationserhöhung nach einer Paarung von einer minderwertigen Taktik wie *sneaking* oder *lurking* aus Zugang zur höherwertigen Territorialität erreichen, wie diese Studie zeigt. Nach Handpaarung (s. Material und Methode) gewannen zuvor unterlegene Männchen Kämpfe (s. Kap. 7), und noch nicht oder nicht mehr territoriale Männchen oder solche mit alternativen Paarungstaktiken wurden größtenteils territorial. Dies steht im Einklang mit GROSS (1996): „*Individuals are able to choose the tactic that provides them the highest fitness. One major switchpoint are copulations*.“ Dieses Erfolgsprinzip ist jedem Männchen, das Paarungen hatte, möglich und an der Oker zu Zeiten hoher Dichte unabhängig von Körperparametern und Fettgehalt. Auch PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) räumen die Möglichkeit ein, dass Lernen und Erfahrung bei der Wahl der alternativen Paarungstaktik eine Rolle spielen.

WAAGE (1984) sieht Dichteeffekte als wichtig für die Varianz der Taktiken von *C. maculata* an. Tatsächlich konnte an der Oker ein positiver Zusammenhang

zwischen Männchendichte und alternativen Paarungstaktiken aufgedeckt werden. Auch TSUBAKI & ONO (1986) sowie FORSYTH & MONTGOMERIE (1987) fanden vermehrt alternative Taktiken bei hoher Männchendichte und dadurch erhöhter Konkurrenz um die Weibchen bei der Libelluliden *Nannophya pygmaea* bzw. der Prachtlibellenart *C. maculata.*

Auch wenn optimale Eiablagesubstrate nur begrenzt verfügbar sind, wird diese Konkurrenz verstärkt, da sich dort mehr Männchen konzentrieren. So störten Männchen mit fortschreitender Flugsaison an der Oker und steigender Männchendichte Weibchen häufiger bei der Eiablage, um ohne Balz zu Kopulationen zu kommen. Weibchen reagierten darauf mit zunehmender Aggregation bei der Oviposition und gingen häufiger zur Eiablage unter Wasser. Da die Oker nie austrocknet, ist letzteres nicht als Vorsorge für die Eier, wie bei FINCKE (1997) generell für Unterwasser-Eiablagen bei Libellen angenommen, zu sehen, sondern ist mit der Männchendichte korreliert (PAJUNEN 1966, ASCHENBACH pers. commun.). Diese Männchenvermeidung erhöht jedoch das Risiko von Verletzungen und Mortalität (MEEK & HERMAN 1990). Dies wird auch durch eine Beobachtungen an La Chapelette bestätigt, wo trotz häufiger Störungen durch Männchen nur zwei Unterwasser-Eiablagen im Vergleich zu 35 Eiablagen über Wasser aufgenommen wurden: zwei Männchen der Kleinlibellenart *Platycnemis pennipes* fielen im Kampf auf die Wasseroberfläche und wurden sofort von Fischen gefressen. Fischprädation scheint der Grund zu sein, warum die Weibchen hier nicht die Unterwasser-Eiablage häufiger als Männchenvermeidung wählten.

Dagegen war die Aggregation auf flutenden Wasserpflanzen bei der Eiablage auch hier häufig zu beobachten. Gruppenbildung bei der Oviposition ist bei verschiedenen Kleinlibellenarten beschrieben worden und für viele sogar typisch (MARTENS 1996). Dieses Aggregationsverhalten senkt das Prädationsrisiko z.B. durch Wasserfrösche für die einzelnen Individuen (REHFELDT 1990, 1995; MARTENS 1992). Bei Prachtlibellenweibchen scheint neben diesem Aspekt auch noch die Streuung des Risikos, von einem Männchen ergriffen und zur Kopula gebracht zu werden, eine Rolle zu spielen. Theoretisch könnten die Weibchen zwar ihre Fitness durch weitere Paarungen bei Eiablagen über Wasser erhöhen (FINCKE 1997), bei der vorliegenden Untersuchung kam es jedoch häufig zu hohen Kosten

durch Ertrinken und Prädation durch Grünfrösche in der Folge von Männchenüberfällen.

Möglicherweise werden bei niedrigen Dichten die Paarungen mehr durch die Weibchen bestimmt (*female choice*), die in die Territorien der Männchen kommen. Sie wählen wahrscheinlich das gute Eiablagesubstrat des Territoriums, aber auch die Güte des Männchens. Da Männchen den energieaufwendigen Werbeflug mit einer von 30 bis über 50 Hz variierenden Schlagfrequenz präsentieren (normaler Synchronflug in allen anderen Situationen mit 14-20 Hz) (RÜPPELL 1985), könnte dieser einen Gütetest darstellen. Auch die Dauer des aufwendigen hochfrequenten Schlagens kann auf gute körperliche Eigenschaften des Männchens hindeuten. Weibchen zögern ihre Akzeptanz des Männchens hinaus, was sich auch in häufigen Sitzplatzwechseln im Territorium vor der Paarung ausdrückt. Bei hohen Dichten sind es dagegen mehr die Männchen, die die Paarungen bestimmen, denn sie ergreifen Weibchen sehr schnell, so dass diesen keine Wahlmöglichkeit bleibt. Die Weibchen können zwar bei den Radbildungsversuchen der Männchen ihre Kooperation verweigern, womit sie eine Kopula verhindern können (FINCKE 1997). Allerdings versuchten die Männchen am Schlafplatz an der Oker in Mittel 10 Minuten, an La Chapelette 6,5 Minuten, eine Radbildung zu erreichen. Damit beeinhaltet die Kooperationsverweigerung für die Weibchen neben den hohen Energiekosten auch ein erhöhtes Prädationsrisiko.

Die hohen Männchendichten entwickeln sich in Norddeutschland zeitgleich zur Ausbildung der flutenden Pflanzenpolster. Beides erhöht die Anteile von alternativen Paarungstaktiken. Wie bei sozialen Wespen (NONACS & REEVE 1995) verschieben sich auch hier die reproduktiven Taktiken mit der Veränderung der Umwelt.

Bei geringen Dichten zu Anfang und zum Ende der Flugzeit zeigen die Männchen kaum alternativen Paarungstaktiken und die Weibchen bleiben bei der Eiablage über Wasser. Auch in klimatisch günstigeren Lebensräumen mit geringen Prachtlibellendichten und nicht so periodischen Pflanzenveränderungen kommen alternative Taktiken nicht so häufig vor (LINDEBOOM 1996 (*C. splendens splendens*), PLAISTOW & SIVA-JOTHY 1996 (*C. splendens xanthostoma*), HILFERT & RÜPPELL 1997 (*C. splendens splendens*), CÓRDOBA-AGUILAR 2000 (*C. haemorrhoidalis*)). An der Oker und La Chapelette war das operationale

Geschlechterverhältnis am Schlafplatz mit 2 Männchen zu 1 Weibchen bzw. 2,4 Männchen zu 1 Weibchen nahezu gleich. Dennoch war die Kopulationsrate pro Männchen an der Oker doppelt so hoch wie an La Chapelette. An der Oker versuchten die Männchen bei den im Endergebnis erfolglosen Versuchen 1,5 mal so lange aus einem Tandem ein Paarungsrad zu bilden wie an La Chapelette. Hier wurden nur 48,6% der Tandems zu Kopulationsrädern, an der Oker 60%. Diese beiden letzten Ergebnisse unterscheiden sich zwar nicht signifikant, was an dem geringen Stichprobenumfang liegen könnte, dennoch läßt sich an ihnen ein Trend ablesen: an der Oker zeigten die Männchen ein intensiveres Paarungsverhalten am Schlafplatz als an La Chapelette. Dafür spricht auch die Verletzungsrate der Libellen, die an der Oker signifikant höher war. Insbesondere die Weibchen waren betroffen, mehr als jedes 5. Individuum hatte Beschädigungen. Diese Verletzungen können sich die Weibchen bei der Unterwasser-Eiablage und auch am Schlafplatz zugezogen haben. Bei Störungen durch Männchen ließen sie sich häufig in die Vegetation fallen. Männchen am Schlafplatz haben den Vorteil, dass sie durch ihre dunkel gefärbten Flügel auch bei geringer Strahlungsintensität noch Wärme tanken können. Da sich an der Flügelbasis Herzen befinden, können diese die Wärme in den Körper weiterleiten (KRENN & PASS 1996). Damit sind die Männchen auch bei niedrigen Temperaturen wendiger als die Weibchen, können noch fliegen, wenn es den Weibchen nicht mehr möglich ist und verletzen sich daher wahrscheinlich auch weniger bei den Angriffen auf die Weibchen.

Geographische Variationen im Verhalten sind bisher selten untersucht worden (FOSTER 1999). In dieser Untersuchung wird die geographische Variation im alternativen Fortpflanzungsverhalten deutlich: das Klima in Norddeutschland ist rauher als das in Südfrankreich (s. Material und Methode). An der Oker gibt es sehr viel weniger Schönwettertage und für die Libellen damit weniger Chancen zur Fortpflanzung als an La Chapelette, trotz der etwas längeren Helligkeitsdauer pro Tag. Daher zeigen die Männchen an der Oker stärker alternative Paarungstaktiken tagsüber und auch am Schlafplatz als die südlichere Population von *C. splendens*. Bei der südlich verbreiteten Art *C. haemorrhoidalis* hingegen konnte überhaupt kein Paarungsverhalten am Schlafplatz festgestellt werden, was auch NEUBAUER (1992) in ihrer Arbeit nicht erwähnt. Ebenfalls kamen Paarungen ohne vorherige Balz tagsüber kaum vor, was aber an der geringen Populationsdichte gelegen haben muß. So hat KESERÜ (1992) am gleichen Gewässer bei hoher Dichte tagsüber

C. haemorrhoidalis Männchen mit ambivalenter Taktik beobachtet. Auch CORDERO (1999) beschreibt bei dieser Art Kopulationen ohne Balz am Tage, während CÓRDOBA-AGUILAR (2000) bei *C. haemorrhoidalis* nur Kopulationen nach vorhergehender Balz beobachtete und sogar bei nicht-territorialen Männchen Balz beschreibt. Bei der südwestlich verbreiteten Prachtlibellenart *C. splendens xanthostoma* können keine Kopulationen am Schlafplatz beobachtet werden (SIVA-JOTHY, pers. comm.). Damit scheint es so zu sein, dass die südlichen Prachtlibellenarten dieses alternative Paarungsverhalten am Schlafplatz genetisch nicht in ihrem Repertoire haben, während die auch in den hohen Norden verbreitete Art dieses Verhalten in den Genen trägt und je nach geographisch bedingten Wettergegebenheiten mehr oder weniger intensiv zeigt.

7 Kämpfe um Territorien

7.1 Einleitung

Während beim alternativen Fortpflanzungsverhalten vor allem Konkurrenzverhalten mit Wettflügen zu beobachten ist, wird um die Territorien oft gekämpft.
Theoretische Modelle sagen voraus, dass die Bereitschaft zum Kampf und das Ausmaß seiner Heftigkeit von verschiedenen Faktoren abhängig sind: von den Kosten des Kampfes, vom Wert der umkämpften Ressource, vom Wert und der Wahrscheinlichkeit einer zukünftigen Reproduktion sowie von der Wahrscheinlichkeit, den Kampf zu gewinnen (MAYNARD-SMITH & PARKER 1976; GRAFEN 1987; ENQUIST & LEIMAR 1990). Territorialität wird durch Kämpfen aufrecht erhalten. Das Konkurrieren um die besten Territorien führt zu einer Verteilung verschieden guter Männchen auf verschieden gute Territorien.

Innerartliche Kämpfe zwischen Männchen von *C. splendens* und auch *C. haemorrhoidalis* variieren stark in ihrer Dauer. Während es Auseinandersetzungen zwischen Männchen gibt, die nur einige Sekunden dauern und manchmal mit einem kurzen Androhen beendet sind, kämpfen Männchen auch manchmal über eine Stunde lang. Dabei werden die Drohflüge durch Sitzpausen unterbrochen. Solche ausgiebigen Kämpfe um Territorien, die in der Literatur als *escalated fights* beschrieben sind, konnten auch MARDEN & WAAGE (1990) bei *C. maculata* und PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) bei *C. splendens xanthostoma* beobachten. Daneben beschreiben MARDEN & WAAGE (1990) aber auch die oben erwähnten sehr kurzen Kämpfe zwischen manchen Kampfpartnern. Bei heftigen Kämpfen gibt es nach MARDEN & WAAGE (1990) direkte und indirekte Kosten für die Libellenmännchen. Die Geschwindigkeit, die Beschleunigung und die Komplexität der Manöver beim Kampfflug sind deutlich erhöht gegenüber diesen Parametern beim Beutefang oder bei der Balz (RÜPPELL 1989, 1999). Daher sind die Energiekosten bei langanhaltenden Kämpfen sehr hoch (MARDEN & WAAGE 1990). Weitere Kosten können das Versäumen von Paarungsmöglichkeiten während des Kampfes und bei einem Kampfverlust der Verlust des Territoriums sowie Verletzungen sein. Die Kosten der Kämpfe sollten niedriger sein als die Gewinne, da sie sonst nicht regelmäßig vorkommen würden.

Es existierten zwei konkurrierende Hypothesen, wodurch ein Kampf entschieden werden könnte: entweder könnten die Kampfgegner solange kämpfen, bis einer von ihnen eine physiologische Grenze erreichte. Es gäbe eine körperliche Beschränkung auf Grund von sich erschöpfenden Fettreserven während der Auseinandersetzung. Alternativ wäre es möglich, dass die beiden Kontrahenten gegenseitig ihre Stärke, die Ausdruck der Fettreserven ist, abschätzen könnten und dann den Kampf beilegen würden, bevor diese physiologische Grenze erreicht wäre. MARDEN & ROLLINS (1994) prüften diese beiden Möglichkeiten bei ausdauernden Kämpfen von *Calopteryx maculata*. Da die Variation im Fettgehalt von Verlierern gegenüber derjenigen von Gewinnern nicht reduziert war, verwarfen die Autoren die erste Hypothese. Vielmehr nehmen MARDEN & ROLLINS (1994) an, dass Kontrahenten die Stärke (= Fettgehalt) ihres Kampfgegners anhand seiner sich im Laufe der Auseinandersetzung verändernden Flugfähigkeit (*flight ability*) und Flugdarbietung (*flight performance*) einschätzen können. Mit Hilfe dieser Fettreservenabschätzung wird dann entschieden, den Kampf fortzusetzen oder aufzugeben. Je ähnlicher die beiden Kontrahenten in der Größe ihres Fettdepots sind, desto schwieriger ist diese Entscheidung zu treffen und um so länger müssten Kämpfe dauern. Auch PLAISTOW & SIVA–JOTHY (1996) nehmen an, dass die Größe des Fettdepots bestimmt, wie lange Männchen in ausgiebigen Territoriumskämpfen, in sogenannten *escalated fights*, durchhalten und damit ein Revier verteidigen können.

Fettreserven haben sicherlich einen großen Einfluss auf das Maß, auf die Dauer und auf das Ergebnis von Kämpfen. Die Reduktion auf ausschließlich diese Einflussgröße ist jedoch problematisch. Im folgenden Kapitel soll geprüft werden, welche Parameter sich auf Kämpfe und ihren Ausgang auswirken könnten. Hierbei könnten neben dem Fettgehalt auch Körpermaße und der auffällige blaue Fleck an allen vier Flügeln der Männchen eine Rolle spielen.

Bis auf wenige Ausnahmen weisen Calopterygiden bezüglich ihrer Flügel einen sexuellen Dimorphismus auf: während die Männchen meist auffällig farbige Flügel haben, besitzen die Weibchen meist tarngefärbte Flügel. Männchen von *Calopteryx splendens* tragen auf allen vier Flügeln einen blauen Flügelfleck. Dieser Fleck ist mit Erlangen der sexuellen Reife zur terminalen Größe ausgeprägt, wie auch GRETHER (1996 b) für die amerikanische Calopterygide *Hetaerina americana* beschreibt. Die sexuelle Reife ist etwa nach 10 - 14 Tagen nach dem Schlupf

erreicht. Der Flügelfleck der Männchen von Calopterygiden dient sowohl als intrasexuelles wie auch als intersexuelles Signal: bei Auseinandersetzungen zwischen Männchen und bei der Balz um Weibchen. GRETHER (1996 b) fand bei *Hetaerina americana* heraus, dass die Flügelfleckcharakteristika durch die Konkurrenz zwischen Männchen um die Territorien und nicht durch Weibchenwahl, d.h. *female choice*, selektiert werden: Männchen mit größeren Flügelflecken konnten für einen längeren Zeitraum während ihrer reproduktiven Phase Territorien besetzen. SIVA-JOTHY & PLAISTOW (1999) hingegen zeigten, dass sich Weibchen von *C. splendens xanthostoma* bevorzugt mit Männchen mit homogen gefärbten, großen Flügelflecken paarten. Diese Autoren sowie CÓRDOBA-AGUILAR (2000) stellen die Hypothese auf, dass Weibchen über die Ausprägung des Flügelmals Informationen über die Fitness von Männchen erhalten könnten und somit die Wahl für gute Gene für ihre Nachkommen hätten.

Ziel dieses Kapitels ist es, Antworten auf die folgenden Fragen zu finden:

1. Unterscheiden sich Männchen, die um gute Reviere kämpfen, in ihren Körperparametern von zufällig gefangenen Männchen?
2. Wie lange dauern territoriale Auseinandersetzungen?
3. Unterscheiden sich Kampfsieger in ihrer Morphologie von Verlierern?
4. Können Einflussgrößen gefunden werden, die die Kampfdauer beeinflussen und über Kampfgewinn und –verlust entscheiden?

Ergebnisse

7.2 Kämpfen Männchen mit viel Fett um gute Reviere?

Männchen, die um ein Beobachtungsrevier kämpften, unterschieden sich nicht in ihrem Fettgehalt von solchen Männchen, die zufällig in dem Beobachtungsabschnitt an der Oker gefangen wurden (T-Test; T= -0,972; p=0,334). Die um die Beobachtungsreviere kämpfenden hatten im Mittel 2,8 ± 0,93 mg Fett, die zufällig ausgewählten im Durchschnitt 3,3 ± 2,2 mg Fett (Abb.7.1).

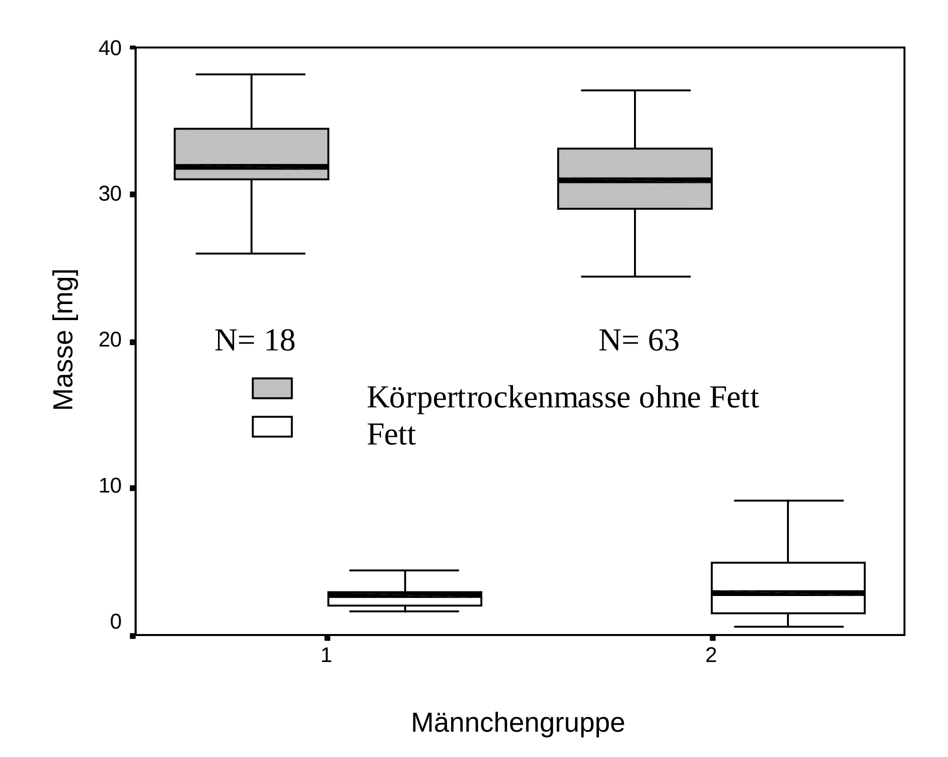
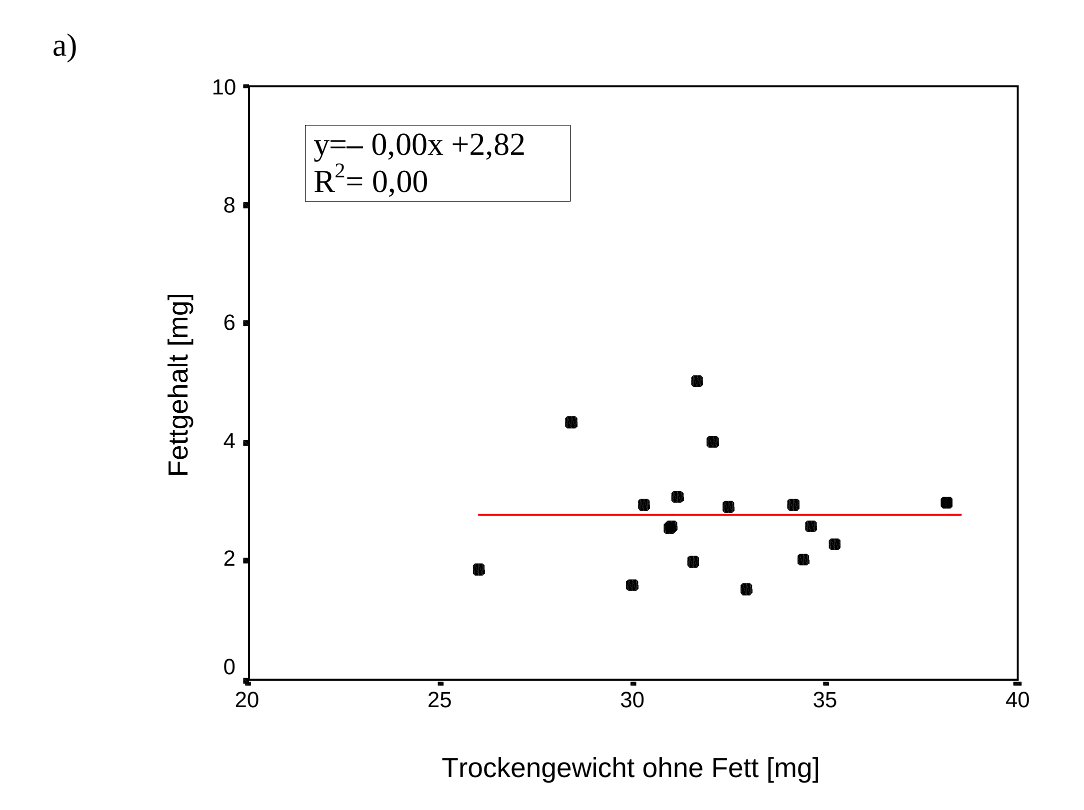


Abb.7.1: Körpertrockenmasse ohne Fett (grau) und Fettgehalt (weiß) von adulten Männchen von *C. splendens* an der Oker. Die Männchen wurden in zwei Gruppen geteilt: Kämpfer (Männchengruppe 1, links, N= 18) und vorbeifliegende Männchen (Männchengruppe 2, rechts, N= 63).

Unterschiedlich war jedoch die Schwankungsbreite des Fettgehaltes der beiden Männchengruppen: während der Fettgehalt bei den Männchen, die um ein Beobachtungsrevier kämpften, nur zwischen 1,5 und 5,0 mg schwankte, überspannten die Werte für die Männchen, die zufällig ausgewählt wurden, 0,5 bis 9,1 mg. Bei dem Vergleich der verbliebenen Körpertrockenmasse ohne Fett ergab sich ein signifikanter Unterschied: die um ein Beobachtungsrevier kämpfenden Männchen hatten durchschnittlich 32,4 ± 3,1 mg Körpertrockenmasse ohne Fett, die zufällig ausgewählten hatten im Mittel nur 30,4 ± 3,7 mg Körpertrockenmasse ohne Fett (T-Test; T= 2,128; p= 0,036) (Abb.7.2).

a)



b)

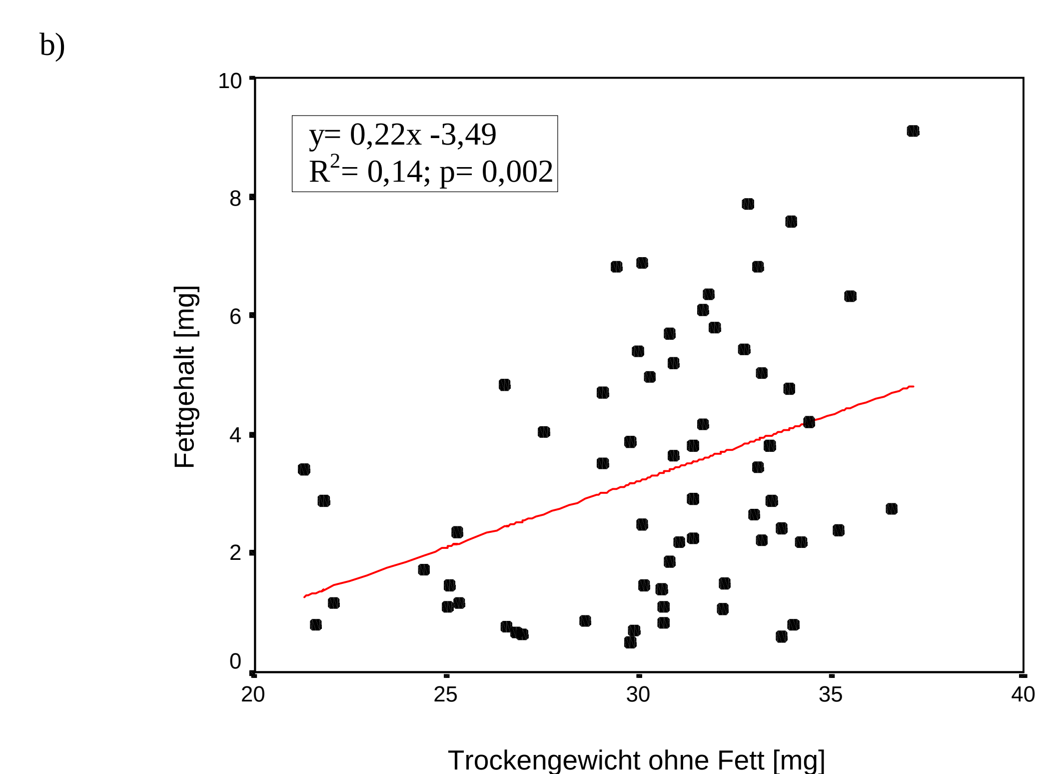


Abb.7.2: Zusammenhang zwischen dem Fettgehalt und dem Trockengewicht ohne Fett bei Männchen von *C. splendens* an der Oker, die um ein Beobachtungsrevier kämpften (a) N= 18) und bei adulten Männchen, die zufällig im Beobachtungsabschnitt ausgewählt wurden (b), N= 63).

Mit zunehmender Trockenmasse ohne Fett nahm bei den zufällig ausgewählten Männchen auch der Fettgehalt zu (Korrelation nach Pearson; r= 0,375; p= 0,002) (Abb.7.2 b). Bei den um das Beobachtungsrevier kämpfenden Männchen war dies nicht der Fall (Korrelation nach Pearson; r= -0,003; p= 0,992), die lineare Regressionsgerade hatte keine Steigung, sondern verlief parallel zur Abszisse (Abb. 7.2 a). Daher war eine Kovarianzanalyse (ANCOVA) nicht möglich.

Der Fettgehalt wurde für das Trockengewicht korrigiert: um eine Zunahme des Fettgehalts mit dem Gewicht auszumerzen, wurden die Residuen aus der Regression zwischen Trockengewicht und Fettgehalt nach PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) berechnet. Auch die trockene Muskelmasse wurde durch das Trockengewicht von Thorax und Abdomen geteilt. Die so erhaltene dimensionslose *flight-muscle-ratio* (FMR) (nach PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996), siehe auch Kap. 3.2.2) ist für das Trockengewicht also korrigiert.

Auch der Vergleich der FMR der beiden Männchengruppen ergab keinen Unterschied (T-Test; T= 0,694; p= 0,49): Männchen, die um die Beobachtungsreviere kämpften hatten im Mittel eine FMR von 0,298. Etwas geringer war die FMR der Männchen, die zufällig gefangen wurden, im Mittel betrug sie 0,292 (Abb. 7.3). Die Schwankungsbreite war jedoch bei den Kämpfern deutlich geringer als bei den zufällig gefangenen Männchen.

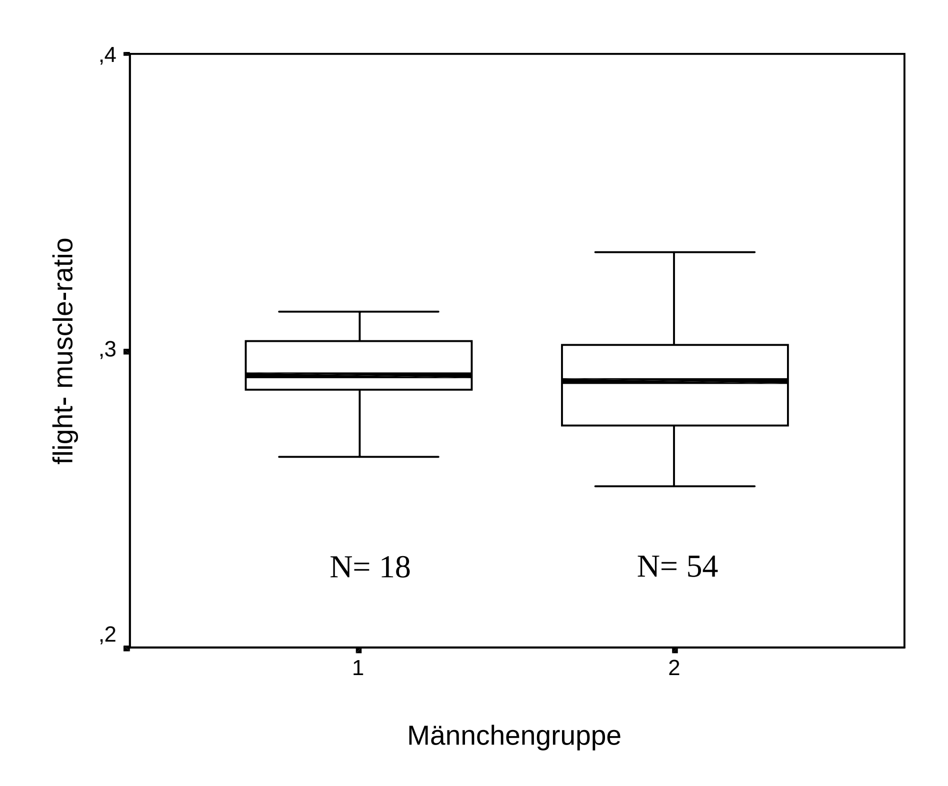
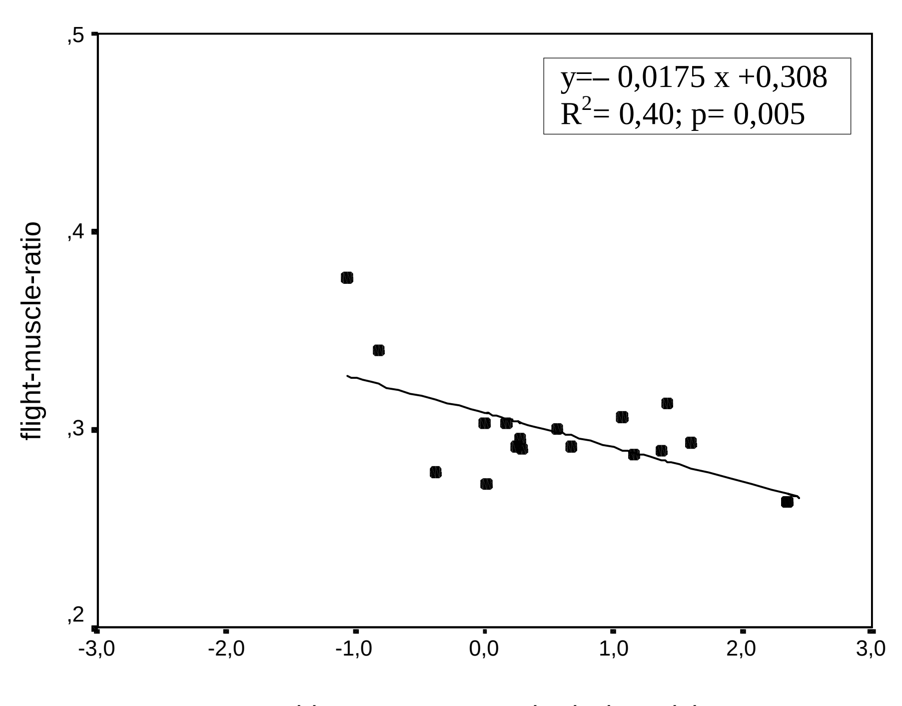


Abb.7.3: Relative Flugmuskelmasse (*flight-muscle-ratio*; Quotient von Flugmuskulaturmasse und Körper - Trockengewicht) bei Männchen von *C. splendens* an der Oker. Männchengruppe 1 besteht aus Männchen, die längere Zeit um das Beobachtungsrevier kämpften, Männchengruppe 2 aus zufällig ausgewählten Tieren. Stichprobenumfang unter den Plots.

Eine Korrelation nach Pearson zwischen diesen beiden Größen war sowohl für die Männchen, die um ein Beobachtungsrevier kämpften, als auch für die zufällig ausgewählten Männchen signifikant (r= 0,633; p= -0,005; N= 18 bzw. r= -0,489; p= 0,000; N= 54). Mit zunehmender FMR nahm der Fettgehalt beider Männchengruppen ab (Abb. 7.4). Eine univariate Varianzanalyse belegte, dass die Steigungen der Regressionsgeraden für die beiden Männchengruppen signifikant unterschiedlich waren (ANCOVA; Abhängige Variable FMR; Männchengruppe * Residuen des Fettgehalts F= 9,486; p= 0,000; N= 72). Die Steigung der Geraden für die Männchen, die um Beobachtungsreviere kämpften, war steiler negativ, d.h. diese Männchen hatten mehr Flugmuskulatur, dafür aber weniger Fett.



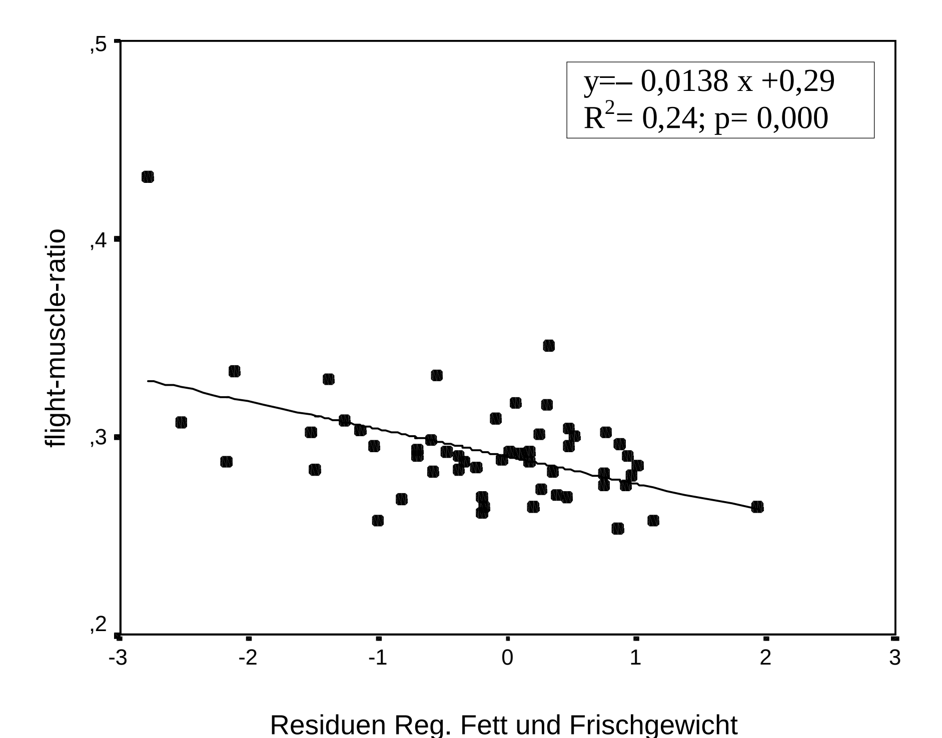


Abb.7.4: Zusammenhang zwischen Muskelmasse (*flight-muscle-ratio*) und Fettgehalt (den berechneten Residuen aus der linearen Regression zwischen Fettgehalt und Frischgewicht) bei Männchen von *C. splendens* an der Oker, die um Beobachtungsreviere kämpften (a), und bei zufällig ausgewählten Männchen im Untersuchungsabschnitt (b), unten) (Regressionsanalyse).

7.3 Haben kämpfende Männchen besondere Flügeleigenschaften?

Bei 52 zufällig ausgewählten Männchen von *C. splendens* an der Oker wurden die Flügel mit denen von 20 Männchen verglichen, die längere Zeit um das Beobachtungsrevier kämpften. Auffällig war, dass 15,38 % der Flügel der zufällig ausgewählten Männchen beschädigt waren, während dies bei den um das Revier kämpfenden nur bei 3,75 % der Flügel der Fall war (Tab.7.1). Insbesondere die Vorderflügel waren mehr als dreimal so häufig verletzt wie die Hinterflügel. In die Auswertung wurden nur solche Flügel genommen, die unversehrt oder nahezu unversehrt waren, so dass die Flügelfläche rekonstruiert werden konnte.

Tab.7.1: Flügelverletzungen bei 52 zufällig gefangenen Männchen und bei Männchen von *C. splendens*, die um das Beobachtungsrevier an der Oker kämpften.

Männchen	**Verletzte Flügel**	**Unverletzte Flügel**	**Statistik**
Zufällig gefangene	32	176	χ^2= 7,326 p=0,007
Revierkämpfer	3	77	

Männchen, die um das Beobachtungsrevier kämpften, hatten zwar im Mittel etwas größere Flügel, statistisch gab es jedoch keinen Unterschied zwischen diesen beiden Männchengruppen (Abb. 7.5).

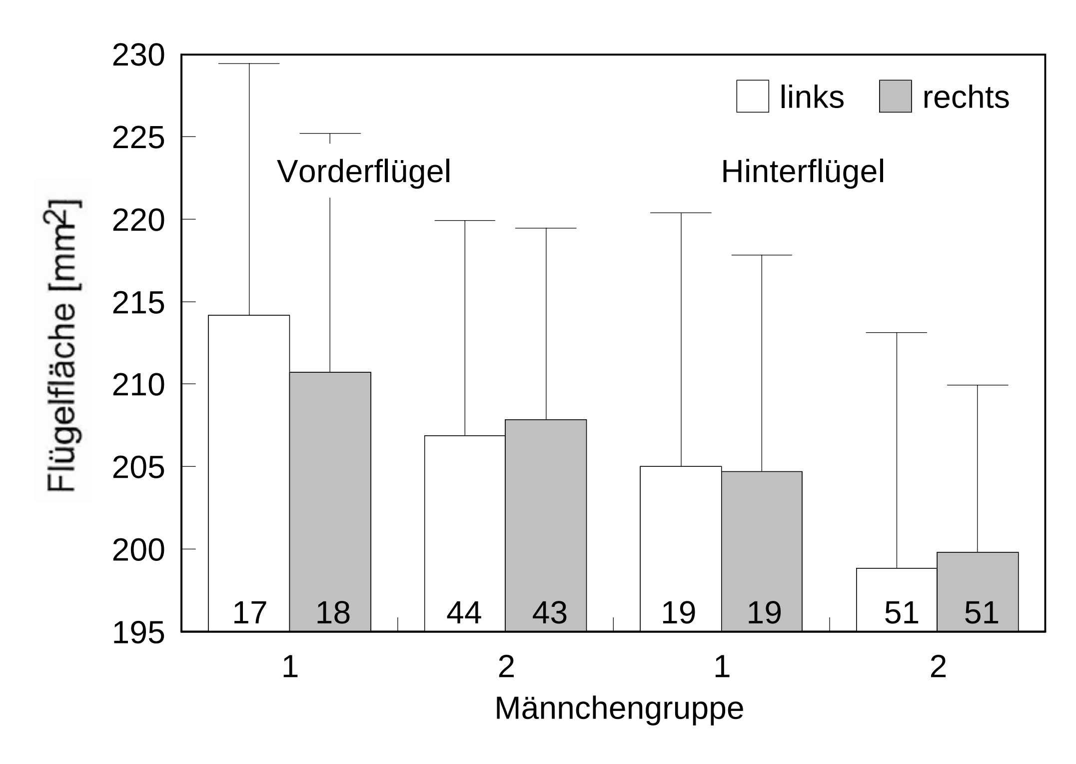


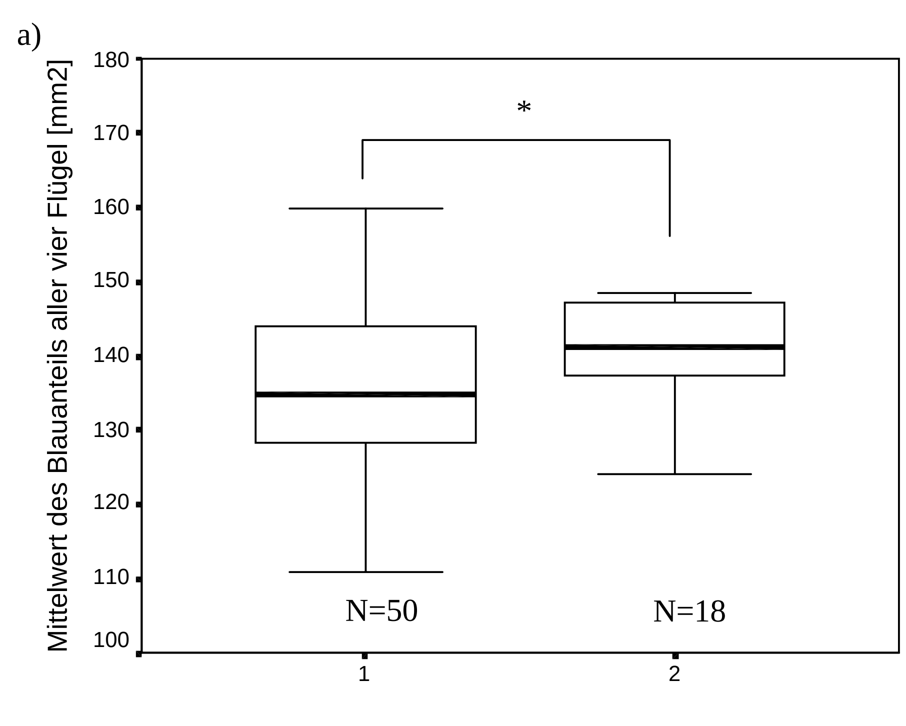
Abb. 7.5: Mittelwerte ± SD der rechten Flügelflächen (graue Säulen) und der linken Flügelflächen (weiße Säulen) von *C. splendens* Männchen an der Oker. Männchengruppe 1 besteht aus Männchen, die längere Zeit um das Beobachtungsrevier kämpften, Männchengruppe 2 aus zufällig ausgewählten, adulten Tieren. Die Zahlen in den Säulen zeigen den Stichprobenumfang.

Der Vergleich der Flügelflächen zwischen den Männchengruppen zeigte weiterhin, dass zufällig gefangene Männchen im Mittel größere rechte Flügel hatten, während bei den um das Beobachtungsrevier kämpfenden Männchen die linke Seite größere Flügel trug. Um diese fluktuierende Asymmetrie (FA) zu prüfen, wurde z.B. die Differenz aus der rechten und linken Hinterflügelfläche jedes Individuums gebildet. Diese Asymmetrien waren jedoch statistisch nicht signifikant (F-Test, Vorderflügel- Differenzen F= 0,29; p= 0,59; Hinterflügel-Differenzen F= 0,88; p= 0,767). Die Differenz der Hinterflügelflächen betrug bei den zufällig gefangenen Männchen im Mittel 3,95 ± 3,6 mm^2, bei den um das Revier Kämpfenden ergab sich im Mittel ein Wert von 4,53 ± 4,0 mm^2. Für die Vorderflügelflächen-Differenzen bei den zufällig gefangenen Männchen lag der Mittelwert bei 3,62 ± 3,3 mm^2, bei den Kämpfenden bei 7,43 ± 6,9 mm^2 .

Bei der Betrachtung der Flügelflächenbelastung, die sich aus dem Quotienten des Frischgewichtes und der Fläche aller vier Flügel errechnen lässt, ergab sich kein Unterschied zwischen den beiden Männchengruppen (T-Test, T= -0,306; p= 0,761). Im Mittel hatten die Männchen, die um das Revier kämpften 13,06 ± 0,66 Milligramm Gewicht pro Quadratzentimeter Flügelfläche zu tragen, während die Flächenbelastung bei zufällig gefangene Männchen 12,95 ± 1,3 mg/ cm^2 betrug.

Bei den 52 zufällig ausgewählten Männchen und bei den 20 Männchen, die längere Zeit um das Beobachtungsrevier kämpften, wurde außerdem der Blauanteil aller vier Flügel gemessen. Die Mittelwerte dieser Fleckenflächen (Abb. 7.6 a) sowie die Summe aller vier Fleckenflächen (Abb. 7.6 b) wurden verglichen: die Männchen, die um das Revier kämpften, hatten signifikant größere Flügelmale (T-Test, Abb. a und b), während sich die Größe der Fläche des gesamten Flügels zwischen diesen beiden Männchengruppen nicht unterschied. Der Blauanteil bei zufällig gefangenen Männchen machte 69,2 % aus, bei den um das Revier kämpfenden Männchen nahm er 67,4 % der Flügelfläche ein.

a)



b

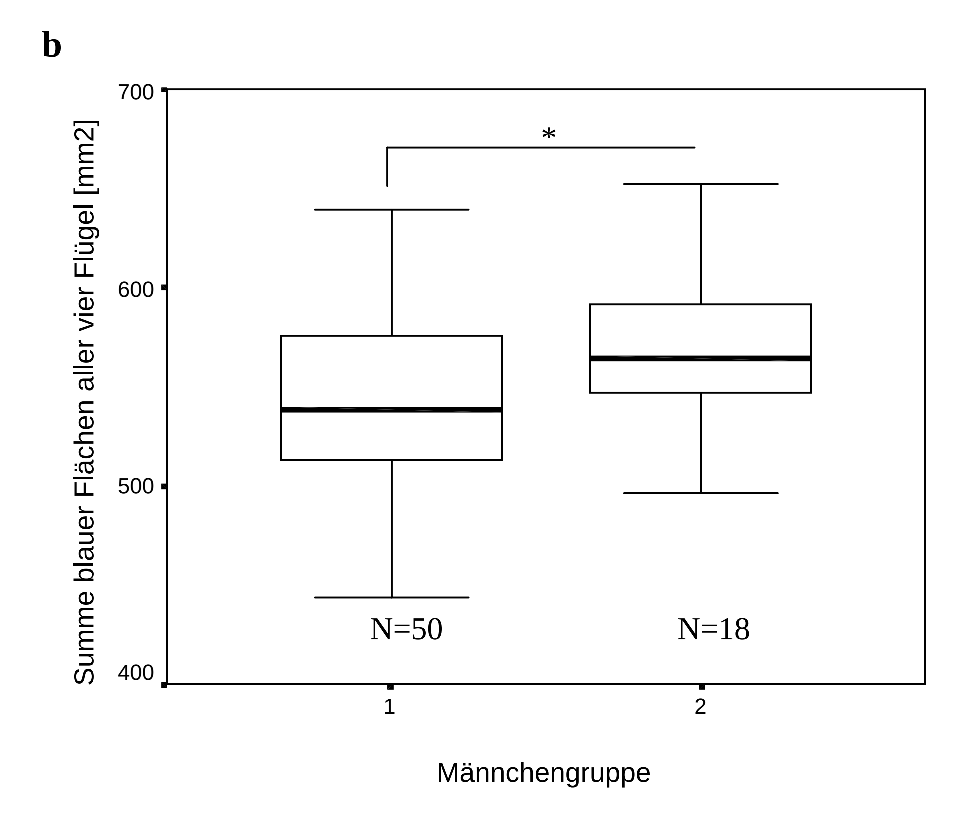


Abb. 7.6:
a) Blaue Flügelflächen, T-Test, T= -2,55; p= 0,016
b) Summe aller vier blauen Flügelflächen, T-Test, T= -2,35; p= 0,026
bei Männchen von *C. splendens* an der Oker. Männchengruppe 1 besteht aus Männchen, die längere Zeit um das Beobachtungsrevier kämpften, Männchengruppe 2 aus zufällig ausgewählten, adulten Tieren. Stichprobenumfang unter den Plots.

7.4 Dauer von territorialen Auseinandersetzungen

Kämpfe um Reviere fanden bei *C. splendens* an der Oker statt zwischen

a) Reviernachbarn, die immer wieder ihre Territoriumsgrenzen abflogen

b) einem Reviermännchen und einem Eindringling, der versuchte, das Territorium zu übernehmen

c) einem Vorbesitzer (*resident*) und einem neuen Reviermännchen (*replacement*). Der Vorbesitzer wurde aus dem Territorium weggefangen, ein neues Männchen konnte das Revier übernehmen. Nachdem sich dieses Männchen eine halbe Stunde in dem Territorium aufgehalten hatte und Revierverhalten (Revier-, Kampf- oder Balzflüge) zeigte, wurde der ursprüngliche Territoriumsbesitzer freigelassen. Häufig kam es zum Kampf zwischen diesen beiden Männchen.

Während territoriale Nachbarn im Mittel nur 13 Sekunden brauchten, um ihre Reviergrenzen festzulegen, kämpften Territoriumsbesitzer und Eindringling im Mittel doppelt so lange. Kämpfe zwischen einem Vorbesitzer (*resident*) und einem neuen Reviermännchen (*replacement*) dauerten durchschnittlich 102 Sekunden und damit fast achtmal so lange. Die mittlere Kampfdauer dieser letzten Gruppe unterschied sich signifikant sowohl von der der territorialen Nachbarn als auch von der mittleren Kampfdauer von Territoriumsbesitzern und Eindringlingen (ANOVA, post-hoc-Test nach Tukey) (Abb. 7.7).

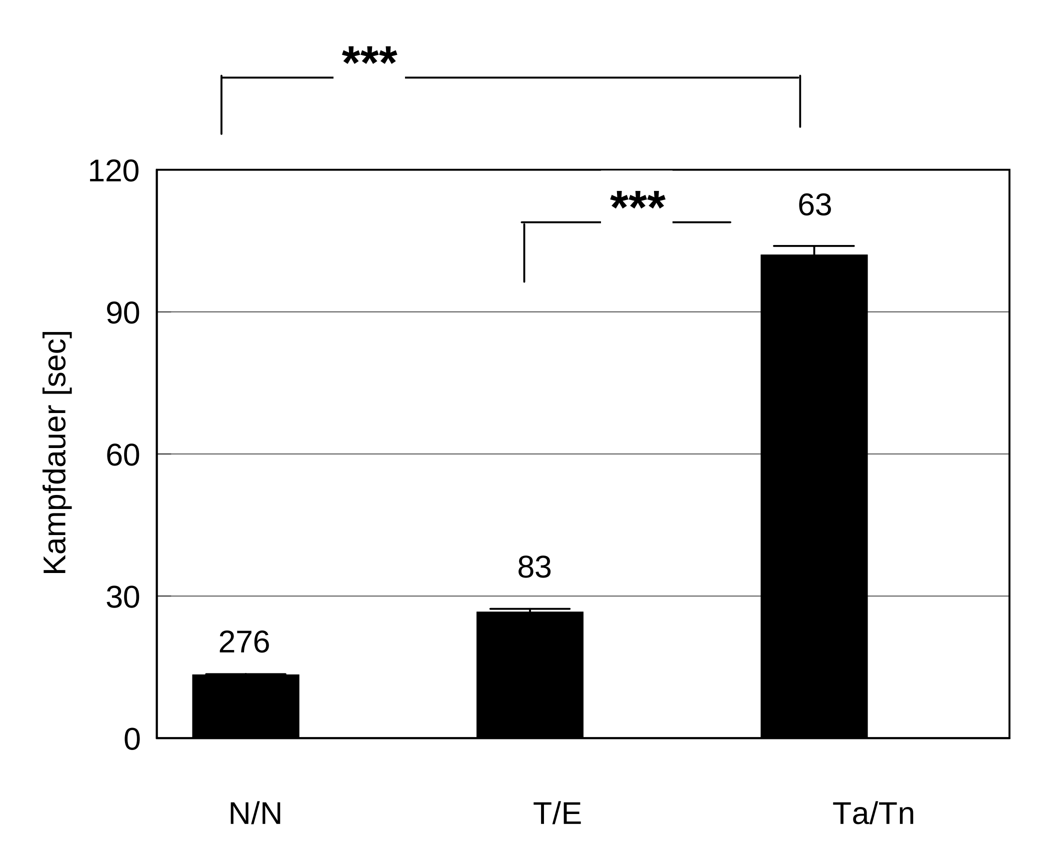


Abb. 7.7: Mittlere Kampfdauer zwischen Reviernachbarn (N/N); Territorialem Männchen/Eindringling (T/E) und Altem/Neuem Territoriumsmännchen (Ta/Tn, r*esident*/*replacement*) bei *C. splendens* Männchen an der Oker. Die mittlere Dauer in Sekunden ± SE wurde mit einer ANOVA gegeneinander getestet, die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl der Kämpfe an.

Bei der Betrachtung der kumulativ aufgetragenen Anzahl der Kämpfe und der Kampfdauer in den drei Kategorien fällt auf, dass die meisten Kämpfe zwischen territorialen Nachbarn unter 50 Sekunden dauerten und dass längere Kämpfe selten waren (Abb. 7.8 a). Bei den Auseinandersetzungen zwischen einem territorialen Männchen und einem Eindringling war der Großteil unter 100 Sekunden lang. Auch hier waren längere Kämpfe selten (Abb. 7.8 b). Hingegen war die Kampfdauer zwischen einem Vorbesitzer (*resident*) und einem neuen Reviermännchen (*replacement*) weit gestreut (Abb. 7.8 c).

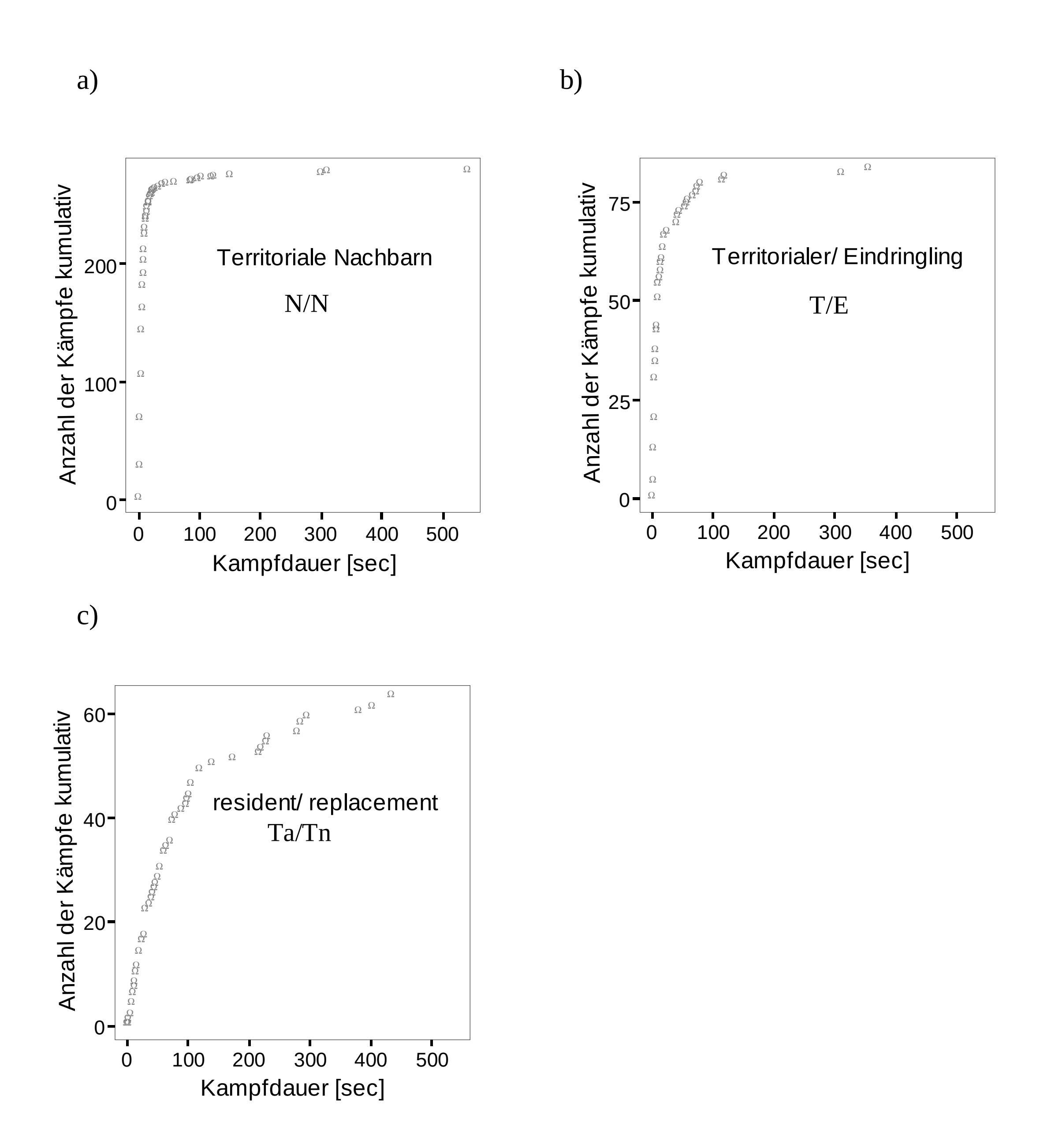


Abb. 7.8: Kumulative Anzahl der Kämpfe in Abhängigkeit von der Kampdauer zwischen

a) Reviernachbarn (N/N)(N=276);

b) Territorialem Männchen/ Eindringling (T/E) (N=83) und

c) Altem (*resident*)/ Neuem Territoriumsmännchen (*replacement*)(Ta/Tn)(N=63) bei *C. splendens* Männchen an der Oker.

7.5 Welches Männchen gewinnt den territorialen Kampf? Gibt es einen Einfluss von Körpergröße, Fett, Flugmuskulatur oder Flügelflecken?

In den vorausgehenden Abschnitten zeigte sich, dass der Ausgang der Kämpfe korrelierte nicht mit Körpermaßen, Frischgewicht oder Fettgehalt korreliert war: Kampfgewinner unterschieden sich nicht signifikant von Verlierern (Abb. 7.9):

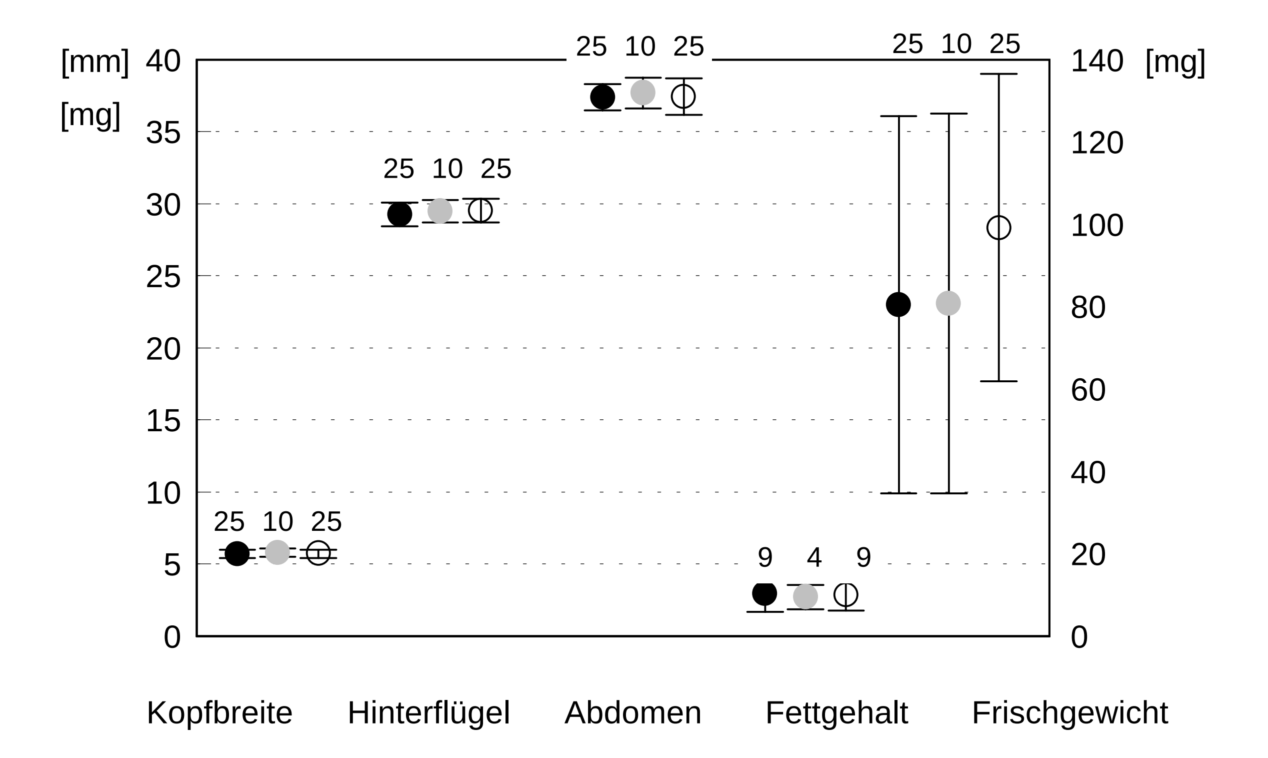


Abb. 7.9: Vergleich von Körperparametern zwischen Kampfgewinnern (schwarze Wertesymbole), Verlierern (weiß) und Männchen mit unentschiedenem Kampfentscheid (grau). Mittelwerte ±SE von Körpermaßen (Kopfbreite, rechte Hinterflügellänge und Abdomenlänge) (mm), vom Fettgehalt (mg, linke Achse) und Frischgewicht (mg, rechte Achse) von *C. splendens* Männchen an der Oker. Stichprobenumfang über den Wertesymbolen.

Es stellt sich die Frage, ob Unterschiede zwischen den jeweiligen Kampfpartnern gefunden werden können.

Auch die Differenz bezüglich dieser Parameter zwischen den jeweiligen Kampfpartnern war unerheblich für den Ausgang des Kampfes um ein Revier. So konnten sowohl kleine oder leichte Männchen als auch solche mit wenig Fett bei *C. splendens* (Abb. 7.10) und *C. haemorrhoidalis* (Abb. 7.11) Kämpfe gewinnen.

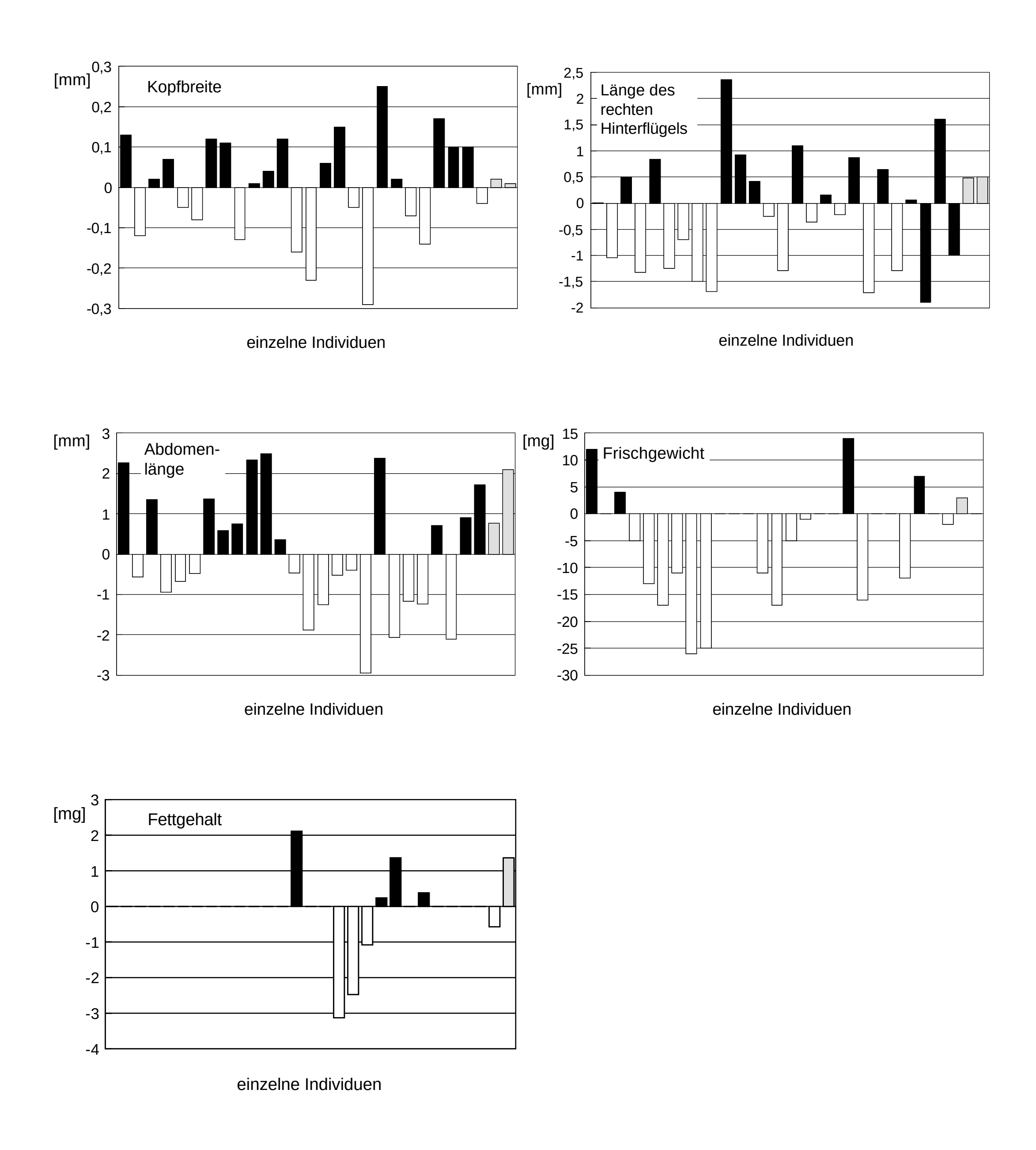


Abb.7.10: Differenzen bezüglich Kopfbreite, rechter Hinterflügellänge und Abdomenlänge (mm), Frischgewicht (mg) und Fettgehalt (mg) zwischen den jeweiligen Kampfpartnern von *C. splendens* Männchen an der Oker. Ausführliche Erklärung siehe nächste Seite. Positive Differenz schwarze Säulen, negative Differenz weiße Säulen. Graue Säulen zeigen die Differenz bei unentschiedenen Kämpfen. Bei den ersten vier Parametern wurden 28 Kampfpaare verglichen, beim Frischgewicht 19, beim Fettgehalt 9 Paare. Die Position der Säulen im Diagramm ist für ein bestimmtes Paar immer die gleiche.

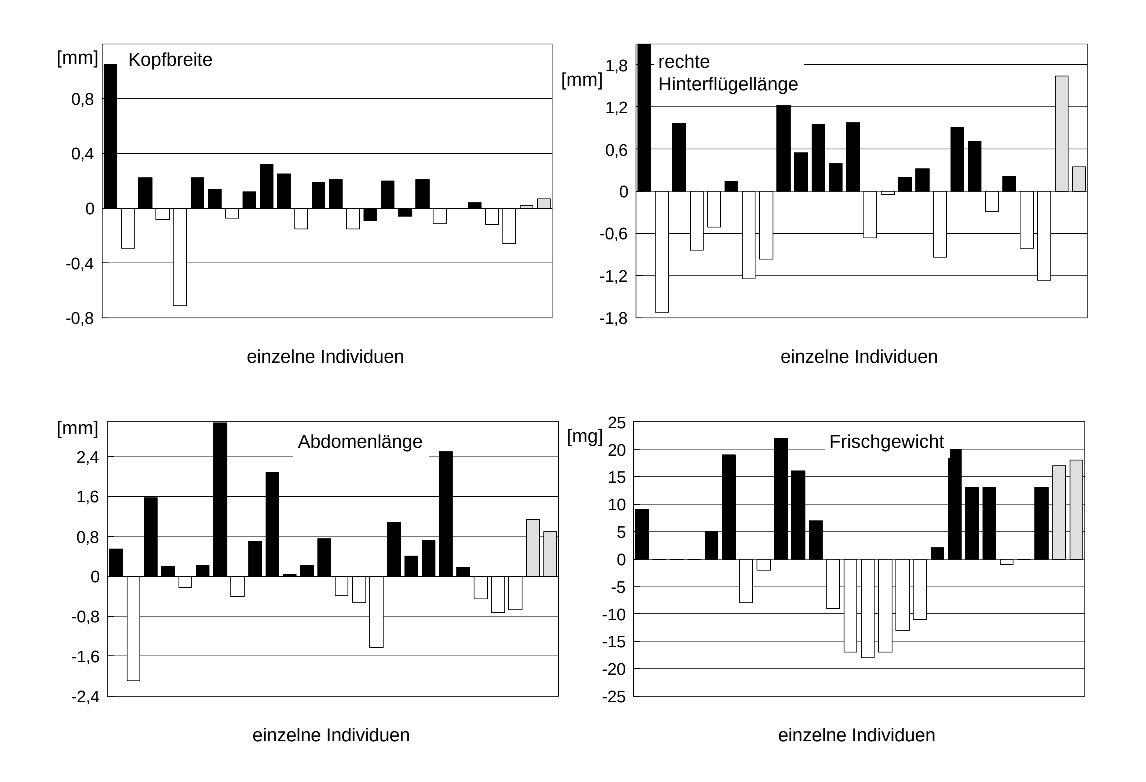


Abb.7.11: Differenzen bezüglich Kopfbreite, rechter Hinterflügellänge und Abdomenlänge (mm) und Frischgewicht (mg) zwischen den jeweiligen Kampfpartnern von *C. haemorrhoidalis* Männchen. Ausführliche Erklärung siehe unten. Positive Differenz schwarze Säulen, negative Differenz weiße Säulen. Graue Säulen zeigen die Differenz bei unentschiedenen Kämpfen. Bei den ersten drei Parametern wurden 26 Kampfpaare verglichen, beim Frischgewicht 22 Paare. Die Position der Säulen im Diagramm ist für ein bestimmtes Paar immer die gleiche.

Die genauere Betrachtung zeigt, dass keine regelmäßigen Differenzen in der Kopfbreite, der rechten Hinterflügellänge, der Abdomenlänge sowie im Frischgewicht zwischen den jeweiligen Kampfpartnern von *C. splendens* Männchen an der Oker und auch *C. haemorrhoidalis* Männchen bestehen und auch nicht im Fettgehalt der Kampfpartner von *C. splendens* Männchen an der Oker. Die Maße des Gewinners bekamen ein positives Vorzeichen, die des Verlierers ein negatives Vorzeichen. Aus der Differenz ergab sich ein positiver Wert (schwarze Säulen), wenn der Gewinner größer oder schwerer war oder mehr Fett hatte. War der Verlierer größer, schwerer oder hatte er mehr Fett, ergab sich ein negativer Wert (weiße Säulen). Bei unentschiedenem Kampf wurden immer von den größeren Werten die kleineren abgezogen (graue Säulen).

Um den Einfluss des Fetts auf das Gewicht der *C. splendens* Männchen von der Oker auszuschalten, wurden nach PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) beim Fettgehalt zusätzlich die standardisierten Residuen der linearen Regression von Fettgehalt und Trockenmasse der Körper ohne Fett berechnet (r^2 = 0,133; F= 10,59; p= 0,002; N= 71). Der so erhaltene mittlere Fettgehalt wurde von Gewinnern und Verlierern gegeneinander getestet, es ergab sich jedoch kein signifikanter Unterschied (Mann-Whitney U-test, z= -0,368; p= 0,72; N= 16).

Zwischen Verlieren und Gewinnern von *C. splendens* Männchen im Kampf um die Beobachtungsreviere gab es auch bezüglich des Trockengewichts der Flugmuskulatur keine Unterschiede (T-Test bei verbundenen Stichproben: Wilcoxon-Test, p= 0,0859). Im Mittel hatten Kampfgewinner (N= 13) eine Flugmuskelmasse von 10,24 ± 0,55 mg, Kampfverlierer (N= 9) von 10,05 ± 0,75 mg. Diese Werte sind etwas höher als die Muskelmassen der Männchen, die zufällig aus der Gruppe der adulten Männchen an der Oker für die Enclosure-Versuche gefangen wurden. Deren mittlere Flugmuskulatur wog 9,82 ± 1,03 mg, wobei in dieser Gruppe Männchen waren, deren Muskulatur nur um die 7 oder 8 mg wog (minimaler Wert 6,43 mg). Dagegen waren in der Gruppe der um ein Revier kämpfenden Männchen mit einer Ausnahme (8,46 mg) solche mit 9, 10, oder sogar 11,4 mg Flugmuskelmasse zu finden.

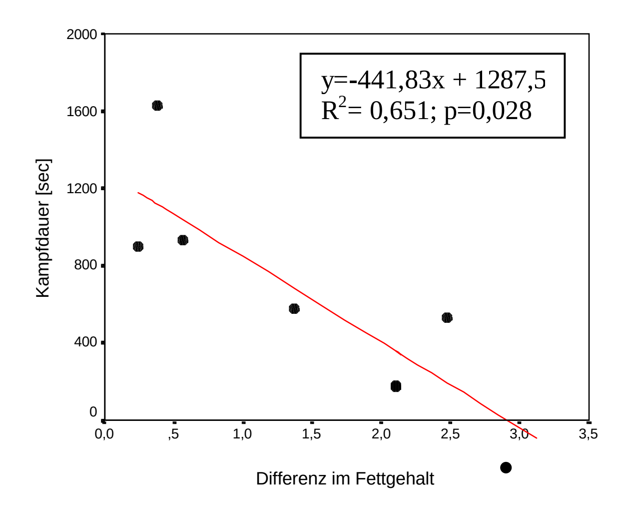
7.6 Auswirkungen von Kopulationen auf Kampfdauer und Kampfentscheid

Da keinerlei Effekte von den gemessenen Körperparametern auf die Kampfdauer gefunden werden konnten, wurden die Kämpfe noch differenzierter betrachtet: in Auseinandersetzungen vor und nach einer Paarung.

Die Dauer der Kämpfe vor einer Paarung wurde vom Fettgehalt der beiden Kampfgegner beeinflusst. Die Differenz im Fettgehalt der jeweils beiden kämpfenden Männchen wurde gebildet, d.h., der geringere Fettgehalt wurde immer von dem größeren subtrahiert. Diese so erhaltene Fettasymmetrie korrelierte signifikant mit der Kampfdauer (Korrelation nach Pearson r= -0,807; p= 0,028; N= 6). Je größer die Differenz im Fettgehalt der beiden Gegner war, desto kürzer waren die Kämpfe. Hatten die Kontrahenten ähnliche Fettvorräte, wurde länger um das Revier gekämpft (Abb. 7.12 a).

a) vor einer Paarung

b) nach einer Paarung



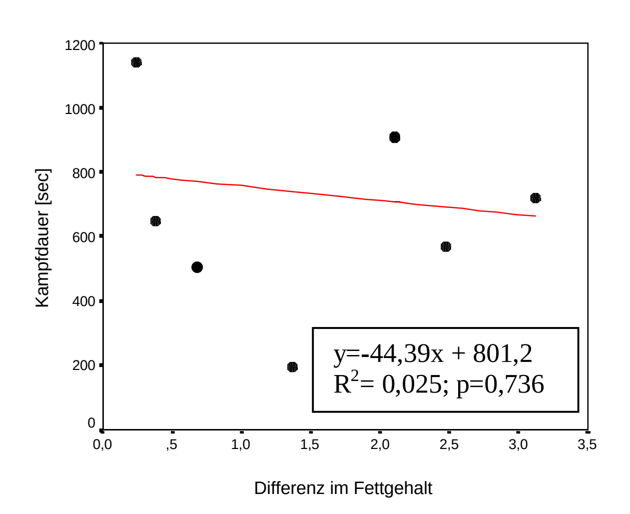


Abb.7.12: Kampfdauer in Abhängigkeit von der Differenz im Fettgehalt der beiden Kontrahenten von *C. splendens* Männchen an der Oker
a) vor einer Paarung
b) nach einer Paarung
der gleichen Kampfpartner (lineare Regressionsanalyse).

Nachdem sichtbar war, welches Männchen die Auseinandersetzung verloren hatte, wurde der Unterlegene gefangen und handgepaart. Wenn das Männchen wieder in dasselbe Revier zurückflog, konnte nun nach einer Paarung die Kampfdauer mit dem gleichen Kampfgegner gestoppt werden. Nach der Paarung wurde die Kampfdauer nicht mehr vom Fettgehalt beeinflusst (Korrelation nach Pearson r= -0,157; p= 0,736; N= 6) (Abb 7.12 b).

Nicht nur Einfluss auf die Kampfdauer, sondern auch auf den Kampfentscheid hatten vorhergehende Kopulationen. Das zeigten 27 Männchen von *C. splendens*, die im Kampf um ein Revier unterlegen waren. Nach einer Paarung - entweder unbeeinflusst oder durch *hand-pairing* - kämpften diese Männchen mit dem gleichen Gegner wie zuvor wieder um das Revier (Abb. 7.13). In 70,4% der Fälle konnten die zuvor unterlegenen Männchen nach der Paarung den Kampf gewinnen, 6 Männchen verloren wie zuvor (Kontingenztafel, χ^2= 32,34; p= 0,00). 2 Kämpfe gingen unentschieden aus und wurden in der Statistik nicht berücksichtigt.

Männchen, die zum Vergleich lediglich gefangen, in die Hand genommen und nach spätestens 20 Sekunden wieder frei gelassen wurden, flogen danach nicht sofort wieder in das umkämpfte Revier zurück (N=20).

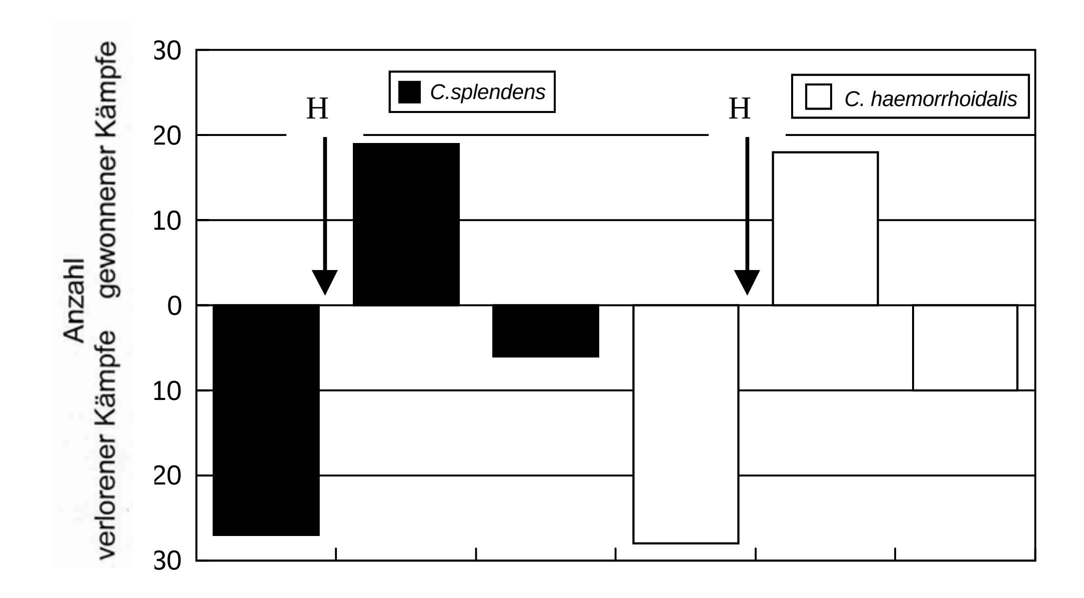


Abb.7.13: Kopulationen verändern den Kampfentscheid. Männchen, die beim Kampf um ein Revier den Kampf verloren (*C. splendens* (Oker) erste schwarze Säule, *C. haemorrhoidalis* erste weiße Säule) wurden handgepaart (*hand-pairing*, schwarzer Pfeil HP). Nach der Paarung kämpften diese Männchen mit dem gleichen Gegner wie zuvor. Der Anteil der dann gewonnenen (positive Säulen) und verlorenen Kämpfe (negative Säulen) ist dargestellt.

Auch bei Kämpfen von *C. haemorrhoidalis* konnten ähnliche Ergebnisse festgestellt werden: von 28 Kämpfen, in denen Männchen vor einer Paarung unterlegen waren, trugen 18 Männchen (= 64,3%) nach Handpaarung einen Sieg davon, 10 waren auch danach noch unterlegen (Kontingenztafel, χ^2= 12,17, p= 0,00) (Abb. 7.13).

Die Dauer von Kämpfen änderte sich ebenfalls nach einer Paarung. Wenn entschieden war, welches Männchen das Unterlegene war, wurde dieses handgepaart und die Dauer des Kampfes mit dem gleichen Gegner wie zuvor aufgenommen. Die Kampfdauer vor der Kopulation mit im Mittel 411 Sekunden unterscheidet sich signifikant von der Kampfdauer mit dem gleichen Kampfgegner nach einer Kopulation, die im Mittel nur 282 Sekunden lang war (gepaarter T-Test; Z= -2,229; p= 0, 026) (Abb. 7.14).

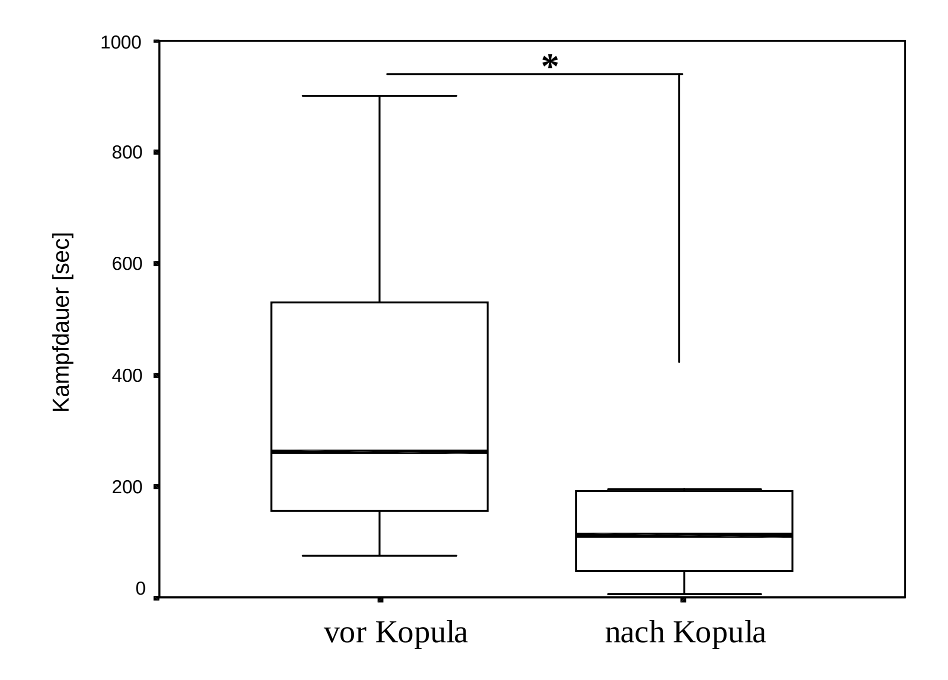


Abb.7.14: Kampfdauer in Sekunden von jeweils den gleichen Kampfgegnern vor einer Kopulation und nach einer Kopulation des zuvor unterlegenen Männchens von *C. splendens* an der Oker und von *C. haemorrhoidalis* am Canal de Vergière. T-Test für gepaarte Stichproben, Z= -2,229; p= 0,026; N= 24.

In den 24 dargestellten Fällen waren 6 Kämpfe nach der Kopulation länger als vor der Paarung. Viermal gewann hier das Männchen die Auseinandersetzung, das sich nicht gepaart hatte.

Folgende Antworten lassen sich auf die eingangs gestellten Fragen geben:

1. Männchen von *C. splendens*, die um gute Reviere kämpften, hatten mehr Flugmuskulatur, dafür aber weniger Fett als zufällig gefangene Männchen. Die Flügel der Revierkämpfer waren weniger häufig beschädigt als die der zufällig ausgewählten Männchen.
2. Territoriale Auseinandersetzungen sind in ihrer Dauer abhängig vom Status der beteiligten Männchen: territoriale Nachbarn kämpften im Mittel 13 Sekunden, Territoriumsbesitzer und Eindringling im Mittel doppelt so lange und Vorbesitzer und neues Reviermännchen fast achtmal so lange.
3. Kampfsieger unterschieden sich in ihrer Morphologie nicht von Verlierern.
4. Entscheidenden Einfluss haben Kopulationen sowohl auf die Kampfdauer als auch auf den Kampfentscheid. Kämpfe zwischen den gleichen Kampfpartnern waren nach einer Handpaarung schneller entschieden als vorher. Männchen, die im Kampf unterlegen waren und dann aber eine Paarung erzielt hatten, gewannen danach fast ausschließlich den Kampf mit dem gleichen Gegner.

7.7 Diskussion

Was beeinflusst Kämpfe?

Die Ergebnisse an *C. splendens* und *C. haemorrhoidalis* zeigen, dass lediglich die Kampfdauer von der Differenz im Fettgehalt der jeweiligen Kontrahenten beeinflusst wird: je größer diese Differenz war, desto kürzer dauerten die Auseinandersetzungen. Auf den Ausgang von Kämpfen haben Körperparameter jedoch keinen Einfluss. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen, die an vielen anderen Tieren publiziert worden sind und die zeigen, dass Kämpfe um limitierte Ressourcen häufig von dem größeren Kontrahenten gewonnen wird (NEAT et al. 1998 b). Bei Tieren, die sich durch direkten Körperkontakt messen, wie z.B. Seelöwen, geweihtragendes Wild oder auch Hirschkäfer, ist das Körpergewicht sicherlich von entscheidender Bedeutung. Kämpfer mit größeren Körpern sind in der Regel physisch stärker, und ihren schwächeren Rivalen entstehen daher größere Kosten (PARKER 1974; MAYNARD SMITH 1982; ALCOCK 1995).

Bei kämpfenden Libellen, die sich ausschließlich in der Luft messen und dabei kaum körperlichen Kontakt haben, spielt das Körpergewicht und die -größe wahrscheinlich eine untergeordnete Rolle. Hier ist es vermutlich sogar von Vorteil, eine geringere Flügelflächenbelastung und damit eine größere Wendigkeit zu besitzen. So war bei *C. splendens* der Kampfentscheid unabhängig von Körpergröße und -gewicht. Männchen, die um ein Revier kämpften, hatten ein höheres Trockengewicht ohne Fettgehalt als zufällig gefangene. Da erstere aber auch im Mittel etwas größere Flügel und Flügelflächen hatten, unterschied sich die Flügelflächenbelastung zwischen den beiden Männchengruppen mit nur rund 0,1 mg pro mm^2 nicht.

Auch bei Cichliden fanden NEAT et al. (1998 b), dass der Ausgang von Kämpfen nicht vom relativen Körpergewicht oder von der Körpergröße abhängt, sondern dass das relative Gonadengewicht bessere Vorhersagen zulässt. Männchen mit relativ großen Gonaden kämpften intensiver, um ihr Revier zu verteidigen, vermutlich, weil der Wert des Territoriums mit dem Gonadenzustand des Individuums korreliert (NEAT et al. 1998 b). Während heftiger Kämpfe (*escalated fights*) unterschied sich das Verhalten “*mouth locking*”, d.h. Maul des Gegners schnappen und zuhalten. Dabei geht der Zugehaltene eine Sauerstoffschuld ein und befreit sich meist durch heftiges Schütteln, jedoch war dieses Verhalten sowie “beißen” nicht mit dem Gonadengewicht verknüpft. NEAT et al. (1998 b)

postulieren darum, dass die Fische Unsymmetrien einschätzen, die nicht mit der Körpergröße sondern mit der Höhe der Kosten und der Motivation, zu beharren, in Zusammenhang stehen. Die Motivation - abhängig davon, wie hoch ein Indiduum z.B. den Wert einer umkämpften Ressource einschätzt - ist für den Kampf ebenfalls wichtig: der bessere Kämpfer wird nicht immer die Auseinandersetzung gewinnen (QVARNSTRÖM & FORSGREN 1998).

Der Fettgehalt wird differenziert betrachtet

NEAT et al. (1998) fanden heraus, dass nur die Dauer von ausdauernden Kämpfen (*escalated fights*), nicht aber die Dauer einer bestimmten Darbietung (*display*), mit der Metabolismusrate korreliert ist. Daher sind *displays* im Vergleich zu eskalierenden Kämpfen mit geringeren Kosten verbunden. Auch PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) fanden in ihrem System bei *C. splendens xanthostoma*, dass die Sieger von ausdauernden Kämpfen diejenigen Männchen waren, die die größeren Fettvorräte hatten als die Verlierer. Ich konnte an der Oker nur sehr selten solche langandauernden Kämpfe beobachten. Viel häufiger waren Kämpfe, die immer wieder von Sitzpausen unterbrochen waren. Hier war der Kampfentscheid nicht vom Fettvorrat der Kontrahenten abhängig.

SIVA–JOTHY & PLAISTOW (1999) konnten nachweisen, dass bei Männchen von *C. splendens xanthostoma*, die gerade am Beginn ihrer reproduktiven Phase stehen (*prereproductive activity*), der Fettgehalt mit zunehmender Anzahl von eugregarinen Parasiten im Mitteldarm abnimmt. Parasitierte Männchen sind dadurch geschwächt, was sich auf den Kampferfolg der Männchen auswirken könnte. Auch bei der Zygopterenart *Coenagrion puella* konnten ROLFF et al. (1999) nachweisen, dass der Parasitenbefall mit Wassermilben (*Arrenurus cuspidator*) einen negativen Einfluss auf den Fettgehalt hatte, während Käfigtiere diesen Effekt offensichtlich ausgleichen konnten (WEIDLICH 1999). Ein Vergleich der Literaturdaten von SIVA–JOTHY & PLAISTOW (1999) zeigte, dass adulte Männchen der in Südfrankreich vorkommenden Prachtlibellenart *C. splendens xanthostoma* im Mittel 8,9 mg Muskelmasse und 2,12 mg Fettgehalt hatten. Adulte Männchen von *C. splendens splendens* an der Oker wiesen durchschnittlich 9,9 mg Muskelmasse und 3,2 mg Fett auf (siehe Anhang Abb.A7.1). Der Unterschied insbesondere im Fettgehalt könnte ein Grund dafür

sein, warum der Fettgehalt bei *C. splendens splendens* nicht so entscheidend ist für einen Kampfgewinn wie bei *C. splendens xanthostoma.*

Beim Vergleich der Fettgehalte von Männchen, die um Beobachtungsreviere kämpften und zufällig ausgewählten Männchen aus der Population an der Oker wurde deutlich, dass die Kämpfenden im Mittel etwas weniger Fett hatten als die andere Männchengruppe. Außerdem schwankte dieser Fettgehalt bei den Kämpfenden im Vergleich zu den zufällig ausgewählten Männchen weniger. Dies könnte damit begründet werden, dass die Männchen bei der Auseinandersetzung um die Reviere Fett verbraucht hatten. PLAISTOW (1997) gibt als Energiekosten für langsame Flüge bei *C. splendens xanthostoma* 0,37 Wg^{-1} an, bei Kampfflügen sollen diese bis auf 0,72 Wg^{-1} ansteigen können. Eine weiter mögliche Begründung ist die, dass zum Aufbau von Flugmuskulatur Fett verbraucht wird (MARDEN 1989). Da Männchen, die um ein Revier kämpften, mehr Flugmuskulatur als zufällig gefangene hatten, ist es denkbar, dass hier Fett zum Muskelaufbau verbraucht wurde. Weiterhin ist an diesem Ergebnis ablesbar, dass eine größere Flugmuskulatur eine gute Voraussetzung zu sein scheint, um länger um ein gutes Revier kämpfen zu können und um größeren Kopulationserfolg zu haben, wie auch MARDEN (1989) bei der Großlibellenart *Plathemis lydia* herausfand: Männchen mit der höchsten *flight-muscle-ratio* hatten den größten kurzfristigen Paarungserfolg.

Zwar gab es bei den Männchen, die um Reviere kämpften, keine signifikanten Unterschiede zwischen Siegern und Verlierern bezüglich ihrer Flugmuskulaturmasse. Es war allerdings der leichte Trend zu erkennen, dass diese Männchen, die ein Beobachtungsrevier erobern wollten bzw. dieses schon besaßen und verteidigten, etwas höhere Flugmuskelmassen hatten als diejenigen, die zufällig aus der adulten Männchengruppe an der Oker gefangen wurden. Als Beobachtungsreviere wurden solche ausgewählt, in denen hohe Prachtlibellenaktivität und große Eiablagesubstrate vorhanden waren. Diese Reviere waren an allen guten Beobachtungstagen heftig umkämpft. Wahrscheinlich kam es hier zu längeren Kämpfen unter muskulösen Männchen, während solche mit geringeren Muskelmassen schneller in die Flucht geschlagen werden konnten und bei dieser Untersuchung nicht berücksichtigt wurden (Voraussetzung war insgesamt mindestens eine halbe Stunde Kampf).

Verletzungen der Flügel werden gedeutet

Männchen, die um das Beobachtungsrevier an der Oker kämpften, hatten weniger Verletzungen an den Flügeln als zufällig gefangene. Daher könnte es sein, dass die Männchen, die überhaupt eine Chance zur Eroberung des guten Beobachtungsreviers hatten, sich weniger mit den anderen Männchen am Flussabschnitt auseinandersetzen mussten. Möglicherweise wurde ihre Überlegenheit den „normalen" anderen Männchen schnell deutlich, die Kämpfe dann schnell aufgaben. Es könnte aber auch sein, dass dies frische Männchen waren, während die Verletzten der zufälligen Stichprobe ihre Zeit im Territorium schon hinter sich hatten. Die zufällig gefangenen Männchen hatten im Mittel tendenziell kleinere Flügelflächen, statistisch waren diese jedoch nicht festzumachen. Auch bei der Betrachtung der Fluktuierenden Asymmetrie (FA) der jeweils rechten und linken Flügelflächen ergaben sich keine signifikanten Ergebnisse.

Die Vorderflügel der untersuchten Männchen waren häufiger verletzt als die Hinterflügel. Möglicherweise werden die Vorderflügel beim Kampf mit Rivalen mit Körperkontakt, d.h. beim Wegdrücken des Gegners von der Wasseroberfläche und auch beim direkten Angriff, stärker beansprucht. Ihre Schlagbahn verläuft vor der der Hinterflügel (RÜPPELL 1985), so dass sie beim Aufeinanderprallen mehr beansprucht werden.

Als Signalflächen werden bei *C. splendens* alle Flügel bei der Balz und beim Drohen bei Auseinandersetzungen mit Rivalen eingesetzt (ANDERS & RÜPPELL 1997). Hierbei spielen auch die blauen Flügelmale eine Rolle, auf die im Folgenden eingegangen werden soll.

Auch die Färbung der Flügel ist wichtig

Die Flügelpigmentierung der Männchen von *C. splendens xanthostoma* bildet sich in etwa 5 – 10 Tagen nach dem Schlupf in der Reifephase aus (DUMONT 1972). Die Pigmentparameter scheinen sich danach in der Fortpflanzungsphase nicht mehr zu verändern, wie SIVA-JOTHY (1999) durch Mehrfachmessungen nachwies.

In derselben Studie fand SIVA-JOTHY (1999) bei *C. splendens xanthostoma* heraus, dass in seiner untersuchten Population eine beträchtliche Variabilität hinsichtlich der Flügelfleck-Heterogenität (*wing pigment heterogeneity* (WPH)) besteht. Männchen, die erfolgreich ein Territorium besetzen konnten, hatten signifikant weniger Flügelfleck-Heterogenität und größere Flügelfleckflächen als Männchen, die niemals ein Revier beanspruchten. Dies deckt sich mit den Ergebnissen dieser Untersuchung: Männchen, die um ein Beobachtungsrevier an der Oker kämpften, hatten signifikant größere blaue Flügelmale als zufällig gefangene.

Durch ein Experiment konnte SIVA-JOTHY (1999) seine Beobachtungen untermauern: Männchen wurden von dem Autor hinsichtlich Inspektionsflügen durch Weibchen, Balz- und Kopulationsereignissen beobachtet. Danach wurden die Flügelflecken dieser Männchen so manipuliert, dass die Flügelfleck – Heterogenität vergrößert, die Flügelfleckfläche jedoch verkleinert wurde. Bei nachfolgender Beobachtung zeigte sich, dass die Weibchen weniger Inspektionsflüge machten und dass somit die manipulierten Männchen weniger häufig balzten, weniger Paarungen und damit weniger Eiablagen in ihren Territorien erzielten. Pigmentparameter beeinflussen also die Fortpflanzungsentscheidung der Weibchen von *C. splendens xanthostoma*. Sie scheinen bevorzugt mit Männchen zu kopulieren, die dunkle, homogene Flügelflecken und/ oder größere Flügelfleckflächen haben (SIVA-JOTHY & PLAISTOW 1999).

Flügelflecken bei Männchen der Prachtlibellenarten *Calopteryx haemorrhoidalis* hat CÒRDOBA-AGUILAR (2002), bei *Hetaerina americana* GRETHER (1996 a und b) untersucht. Letzterer vergrößerte bei einigen Männchen den farbigen Flügelfleck und stellte eine erhöhte Mortalität fest, wohingegen Männchen mit größeren natürlichen Flügelflecken länger lebten. Die Größe der Flügelflecken muss also bei dieser Art konditionsabhängig sein, denn Männchen mit größeren Flügelflecken lebten nicht nur länger, sondern sie waren auch überlegen im Kampf um Reviere. So können sie für einen längeren Zeitraum ihrer reproduktiven Lebensphase Reviere besetzen und damit mehr Paarungen erzielen, was ihren Lebenszeit-Reproduktionserfolg (*lifetime reproductive success*) erhöhen kann. Auch bei *C. splendens* konnte ich feststellen, dass Männchen, die um die guten (Beobachtungs)reviere kämpften, größere Flügelflecken hatten als zufällig gefangene Männchen aus der Population an dem untersuchten Okerabschnitt.

Wann wird ein Kampf weitergeführt oder aufgegeben?

Wechsel im Verhalten, also z.B. den Kampf weiterzuführen oder aufzugeben, werden vorgenommen, wenn die Höhe der Kosten oder die Differenz in den Kosten der beiden Kontrahenten einen bestimmten Schwellenwert erreicht (NEAT et al. 1998 a). Diese Autoren nehmen für Cichliden an, dass die Kosten, die ein Kämpfer relativ zu seinem Gegner eingeht, wichtig für die strategische Entscheidung sind. Die Kontrahenten können möglicherweise an bestimmten Verhaltensweisen des jeweiligen Gegners einschätzen, welche Kosten dieser bereit ist auf sich zu nehmen. Übersteigen diese den Schwellenwert des einen Fisches, so gibt er den Kampf auf. HACK (1997) zeigte, dass verschiedene Verhaltensweisen im Kampf bei Heimchen (*Acheta domesticus*) unterschiedlich viel Energie (Sauerstoffverbrauch) benötigen. MARDEN & ROLLINS (1994) kommen zu dem Schluss, dass bei *Calopteryx maculata* die Libellen die Stärke ihres Kontrahenten, für uns messbar durch die relativen Fettreserven, anhand der Komplexität und Länge des Kampfverhaltens einschätzen können. Diese Autoren gehen davon aus, dass einige Kampf–Charakteristika von der Bereitstellung von Energie abhängen. Diese Bereitstellung müsste mit abnehmenden Energiereserven ebenfalls sinken. Weil beide Kämpfer ähnliche Verhaltensweisen zeigen und sich die Darbietungen beider Partner häufig spiegeln, sollten ihre Energieausgaben ähnlich sein. Ein Prachtlibellenmännchen könnte daher seine Flugdarbietung und Flugleistung mit der seines Kontrahenten vergleichen und dessen Energiereserven somit abschätzen. Die Abschätzung der Stärke (Fettreserven) des Gegners und die Demonstration der eigenen ist besonders dann möglich, wenn energieaufwendige Manöver geflogen werden. So präsentieren Männchen von *C. splendens* beim seitlichen Drohflug manchmal ihrem Gegner ein oder zwei Vorderflügel durch Stillhalten als Drohsignalflaggen, während sie mit den verbleibenden Flügeln weiterfliegen (RÜPPELL 1985). Ein Männchen flog zuerst nur mit zwei Flügeln und hielt die anderen beiden dem Kontrahenten entgegen. Als das Männchen abzusinken begann, nahm es einen Flügel zur Hilfe und flog mit drei Flügeln, den vierten präsentierte es weiter dem Gegner. Der Theorie von MARDEN & ROLLINS (1994) folgend könnten diese besonders kraftaufwendigen Manöver der Demonstration der eigenen Energiereserven dienen und somit zur Entscheidung des Kontrahenten, weiterzukämpfen oder aufzugeben beitragen. Männchen von *C. splendens* zeigen bei ihren Kämpfen vor allem zwei Flugtypen: den Wellenflug, bei

dem sich die Gegner verfolgen und den Pendelflug, bei dem ein Tier vor dem Verfolger hin und her fliegt (HEYMER 1973; RÜPPELL 1985). Diese Kampfflüge dehnen sich häufig über mehrere Meter aus und sind den Libellen nur an relativ breiten Flussläufen möglich. In begrenzten Bergflächen z.B. in Japan zeigen Männchen der Prachtlibellenarten *Mnais pruinosa navaii* und *Mnais pruinosa pruinosa* daher sogenannte „Fahrstuhlflüge“, bei denen sich die Kontrahenten gleichzeitig 10 - 20 Meter hoch senkrecht in die Luft schrauben (RÜPPELL & RUDOLPH 1993). Anschließend schießen sie zum Territorium im Bach zurück. Auch diese sehr energieaufwendigen Steilflüge könnten der Demonstration der Fettreserven und der Abschätzung des Gegners dienen.

MARDEN & ROLLINS (1994) betrachten den Kampfentscheid nur von der Seite der Fettreserven. Die Größe der Flügelflächen und damit die Flügelflächenbelastung und auch die Flugmuskulatur bleiben bei ihrer Betrachtung ganz außer acht. CONVEY (1989) fand bei der Großlibellenart *Libellula quadrimaculata* heraus, dass kleinere Männchen durch ihre proportional größere Flugmuskulatur wendiger und manövrierfähiger sind. Kleinere Männchen haben bei dieser Libellenart also einen Vorteil, und die Annahme, dass die Energieausgaben für beide Kampfgegner gleich sei, ist hier auf Grund der größeren Wendigkeit der kleineren Männchen nicht haltbar. Diese theoretischen Annahmen von MARDEN & ROLLINS (1994) werden auch bei *C. maculata* weder mit Daten noch mit Filmanalysen gestützt. Die Autoren selbst räumen ein, dass die Veränderung der Flugfähigkeit auch z.B. durch Temperaturwechsel und Sonnenscheinintensität von Tag zu Tag zu berücksichtigen ist. Ihr Ergebnis, dass in 8 Fällen, in denen das ältere Männchen dem Jüngeren im Kampf überlegen war, nur viermal das Ältere auch mehr Fett hatte, zeigt die Erklärungsschwäche, dass Auseinandersetzungen ausschließlich auf Grund von der Größe der Fettdepots entschieden werden. MARDEN & ROLLINS (1994) nehmen an, dass der Fettgehalt bei älteren Männchen nicht so entscheidend sei, oder aber, dass diese die jüngeren Männchen täuschen könnten. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit, die im nächsten Abschnitt diskutiert werden soll, ist in der Spieltheorie von PARKER (1974) und MAYNARD SMITH (1982) zu finden: Kampfgegner sollten die Höhe ihres Einsatzes dem Wert der umkämpften Ressource anpassen, der auch von der Weibchenpräsenz und von Paarungen beeinflusst wird (s. auch Kap. 4).

Rolle der Kopulationen

Spieltheoretische Modelle von Tierkämpfen machen Voraussagen darüber, wie der Wert der umkämpften, limitierten Ressource für den einzelnen Beteiligten die Kampfintensität und -dauer beeinflusst. Individuen, die den Wert einer Ressource höher einschätzen als ihre Gegner, kämpfen härter und ausdauernder und erhöhen so die Wahrscheinlichkeit, den Kampf zu gewinnen (ENQUIST & LEIMAR 1987). So steigt der Wert eines Reviers oder Paarungspartners, wenn die Gelegenheit zur Fortpflanzung physiologisch oder zeitlich begrenzt ist. Bei *C. splendens* ist die Territorialität auf sonnige Schönwettertage begrenzt, und die Tiere leben nur wenige Wochen (LINDEBOOM 1996). Männchen, die noch nicht zur Paarung gekommen sind - also eher jüngere - sollten daher stärker um Reviere kämpfen als ältere Männchen. Auf der anderen Seite sind ältere Männchen kampferfahrener und können die Qualität eines Territoriums durch ihre Erfahrung in dem Gebiet besser einschätzen. Bei meinen Versuchen mit *C. splendens* und *C. haemorrhoidalis* gewannen fast ausschließlich diejenigen Männchen die Auseinandersetzungen, die zuvor in diesem Gebiet zu einer Paarung gekommen waren (HILFERT-RÜPPELL 2000). Durch die Kopulation war für sie der Wert des Reviers höher als für ihre Kampfgegner, und sie investierten mehr Zeit und Energie, um die Chancen des Gewinnens zu erhöhen. So dauerten die Kämpfe zwischen einem Vorbesitzer (*resident*) und einem neuen Reviermännchen (*replacement*), der zuvor in diesem Revier eine Kopulation hatte, im Mittel fast achtmal so lang wie Kämpfe zwischen benachbarten Territoriumsbesitzern und fast viermal so lang wie Kämpfe zwischen einem Revierbesitzer und einem Eindringling. Dieses Ergebnis fand auch KREBS (1982) bei Kohlmeisen (*Parus major*). Hier war die Stärke der Auseinandersetzung zudem noch abhängig von der Zeit, die das neue Kohlmeisenpaar das Revier besetzt hatte, bevor es zu Kämpfen kam. Mit zunehmender *replacement*-Zeit stieg auch die Wahrscheinlichkeit, dass das neue Reviermännchen das alte verdrängen konnte, nach einigen Tagen erreichte sie 90%.

Nach PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) bestimmt die Größe des Fettdepots eines Männchens von *C. splendens xanthostoma*, wie lange es in ausgiebigen Territoriumskämpfen mitkämpfen und damit sein Revier verteidigen kann. MARDEN (1989) hingegen sieht die Umwandlung von Fett in Flugmuskulatur bei *Plathemis lydia* als wichtige Voraussetzung, um territoriale Auseinandersetzungen gewinnen zu können. Reviermännchen hatten bei dieser Großlibellenart größere

Flugmuskulatur aber weniger Fett. Nach meinen Ergebnissen spielen bei *C. splendens* bei der Dauer und dem Ausgang von Kämpfen morphologische und physiologische Eigenschaften der Männchen eine untergeordnete Rolle. Wichtiger scheint vielmehr der Wert des umkämpften Reviers für das jeweilige Männchen zu sein. Dieser Ressourcenwert lässt sich durch Kopulationen in dem Revier erhöhen, was mit der Dauer der Kämpfe zu belegen ist: Kämpfe zwischen den gleichen Kampfpartnern waren nach einer Paarung eines der Männchen signifikant kürzer als vor der Kopula. In den 6 Fällen, in denen der Kampf nach der Kopula länger dauerte als vor der Paarung, gewann am Ende der Auseinandersetzung das Männchen, das sich nicht gepaart hatte. Die Paarung scheint den Ressourcenwert für das unterlegene Männchen gesteigert zu haben und diesen so verstärkt zu haben, dass er die Kosten eines längeren Kampfes auf sich nahm. Der positive Einfluss von Paarungen auf die Kampfleistung von Männchen lässt sich anhand der Daten nachweisen: Paarungen steigerten die Kampfleistung von Männchen, so dass zuvor unterlegene Männchen nach der Kopula im Kampf mit dem gleichen Männchen überlegen waren.

Anhang

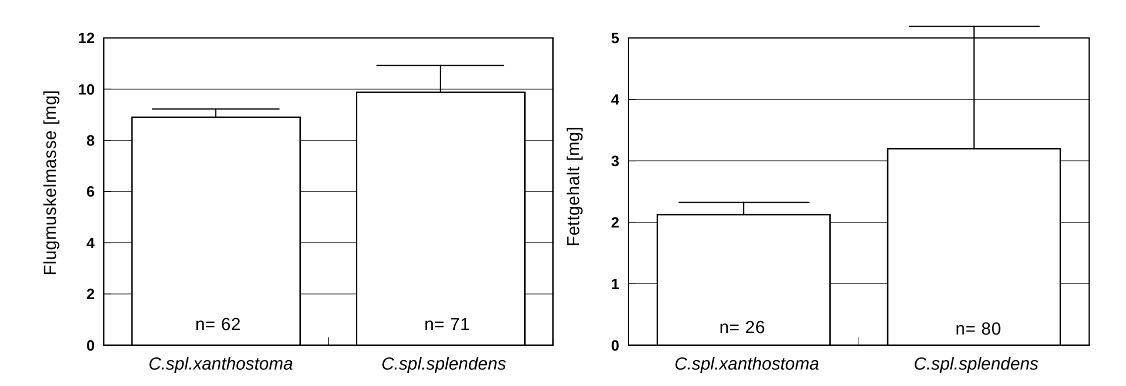


Abb.A7.1:Vergleich der Mittelwerte der Flugmuskelmasse [mg] und des Fettgehalts von *C. splendens xanthostma* in Südfrankreich am Vidourle (Literaturwerte aus Siva – Jothy & Plaistow, 1999) und von *C. splendens splendens* in Norddeutschland an der Oker

8. Allgemeine Diskussion

Das Fortpflanzungssystem von Prachtlibellen kann als „Promiskuität mit Verteidigung von Ressourcen durch die Männchen“ bezeichnet werden (EMLEN & ORING 1977; MEEK & HERMAN 1991; LINDEBOOM 1996). Die Männchen konkurrieren um die Weibchen. Ausdruck dieser intrasexuellen Konkurrenz sind Territorialität mit Kämpfen, Samenersatz und Bewachung der Weibchen bei der Eiablage. Neben diesem Verhalten gibt es aber auch Männchen mit alternativem Paarungsverhalten: sie versuchen, Weibchen ohne Revier und Balz zu greifen. Da territoriale Männchen aber kurzzeitig einen sehr viel größeren Fortpflanzungserfolg als nicht-territoriale haben (FORSYTH & MONTGOMERIE 1987, CONVEY 1989) sollten Männchen versuchen, ein Revier zu erobern. Territorialität ist ebenfalls vorteilhaft für die Weibchen, da sie dabei Männchen wählen können. Männchen mit guten Revieren sollten die besten Männchen sein (GRAFEN 1987). In dieser abschließenden Diskussion sollen die Einflüsse auf die Paarungen von Prachtlibellen umfassender, besonders im Hinblick auf evolutive Verläufe, betrachtet werden. Wie wirken sich morphologische und Verhaltenseigenschaften auf die Optimierung des Fortpflanzungsverhaltens aus?

Die Bedeutung von Ornamenten

Anlehnend an DARWIN (1871) gab es viele Publikationen, nach denen sich Geschlechterunterschiede bezüglich z.B. Farbe oder Federnlänge (Ornamente) durch Partnerwahl (intersexuelle Selektion), Geschlechterunterschiede hinsichtlich körperlicher Stärke oder Geweihausprägung jedoch durch intrasexuelle Konkurrenz evolviert haben könnten (Review in BRADBURY & ANDERSSON 1987). Inzwischen ist diese strenge Zweiteilung mehrfach widerlegt (ANDERSSON 1994). So gibt es viele Studien, die die intrasexuelle Selektion von männlichen Ornamenten zeigen, und eine Arbeit von GÖRANSSON et al. (1990), in der es Evidenz für die intersexuelle Selektion der „Männchenwaffen“ (*male weaponry*) beim Fasan gibt.

Intersexuell selektierte Ornamente sind häufig konditionsabhängig und können Informationen über den körperlichen Zustand ihres Trägers geben, die auch Konkurrenten, also andere Männchen, nutzen könnten. Damit könnte sich die Funktion von Ornamenten in der Konkurrenz zwischen Männchen sekundär

evolviert haben, nachdem sich die Ornamente zuvor durch Partnerwahl ausgebildet hätten (GRETHER 1996 b).

Es existieren (mindestens) vier Modelle, die versuchen, die Evolution von Ornamenten zu erklären, die im territorialen Wettbewerb eine Rolle spielen:

1) "Priorität", Vorrang (*priority*): Ornamente kennzeichnen Territorialität auf Distanz. Besitzer und Eindringling haben beide einen Vorteil, da direkte - evtl. gefährliche - Begegnungen vermieden werden (BUTCHER & ROHWER 1989).
2) "Identitätskennzeichen" (*identity badge*): Neue Ornamente verschafften guten Kämpfern anfangs einen Vorteil, da sie leichter erkannt werden konnten. Durch Mimikry breiteten sich diese Ornamente aber dann in der Population aus (ROHWER & RØSKAFT 1989).
3) "Statussignal" (*status signaling*): es existieren zwei Vorschläge: das Unkorrelierte Asymmetrie Modell und das Korrelierte Asymmetrie Modell. Bei dem Unkorrelierten Asymmetrie Modell (ROHWER 1982; MAYNARD SMITH & HARPER 1988; JOHNSTONE & NORRIS 1993) signalisiert die Größe des Ornaments Aggressivität, aber nicht Kampfgeschick. Aggressivere Männchen erlangen vorrangig Zugang zu Ressourcen, haben aber durch die Aggression höhere Kosten. Dieses Modell ist nur stabil unter zwei Voraussetzungen:
   I) der Wert der umkämpften Ressource ist unbedeutend relativ zu den Kampfkosten
   II) „Täuscher", die große Ornamente tragen, werden von Artgenossen bestraft.
   Bei dem Korrelierten Asymmetrie Modell (MAYNARD-SMITH & HARPER 1988; ROHWER 1989) erlangen die Individuen mit besserer Kampffähigkeit größeren Zugang zu Ressourcen, indem sie größere Ornamente produzieren. Individuen mit geringer Kampffähigkeit tragen nur kleine Ornamente, da die sozialen Kosten die Vorteile von großen Ornamenten überwiegen würden.
4) "Agonistisches Handicap" (*agonistic handicap*): Ornamente (Charakterzüge), die keinen Einfluss auf die Kampffähigkeit haben, entwickeln sich als ehrliche Signale der Kampffähigkeit. Größere Ornamente verursachen größere Kosten, diese sind aber geringer für Individuen mit größerer Kampffähigkeit.

Dieses vierte Modell trifft auf die Ergebnisse von GRETHER (1996 b) zu: Männchen von *Hetaerina americana* mit größeren natürlichen Flügelflecken lebten

länger, während Männchen mit experimentell vergrößerten Flecken einer höheren Mortalität ausgesetzt waren. Daraus schließt der Autor, dass die Größe von Flügelflecken konditionsabhängig sei: Männchen mit größeren Flügelflecken waren lebensfähiger, überlegen im Kampf und konnten länger ein Revier besetzen. Auch in dieser Untersuchung zeigte sich, dass diejenigen Männchen von *C. splendens*, die um die guten (Beobachtungs)reviere kämpften, größere Flügelflecken hatten als zufällig gefangene Männchen aus der Population an dem untersuchten Okerabschnitt.

Wenn die Größe des Flügelflecks mit der Kondition korreliert, dann waren Männchen mit kleinen Flecken im Kampf um das Revier entweder schnell unterlegen, oder aber diese Männchen ließen sich erst gar nicht auf eine Auseinandersetzung ein, da die Flügelflecken ja dann ein gut sichtbares Signal für die Kondition darstellen. Sowohl bei *C. splendens* als auch bei *C. haemorrhoidalis* konnte ich beobachten, dass einige Männchen, die ein Revier übernehmen wollten, nach wenigen Sekunden ihr Vorhaben aufgaben. Oft reichte es dabei aus, dass der Revierbesitzer den Eindringling androhte. Diese Beobachtungen könnten Hinweise für das Zutreffen von Modell 1 sein: der Territoriumsbesitzer präsentierte seine Ornamente, der Eindringling erkannte den Revieranspruch - und evtl. die Kondition - des Verteidigers und vermied einen Kampf. Häufig kam es jedoch zu Auseinandersetzungen um Reviere. Wenn diese zu längeren Kämpfen führten, spielte die Größe des blauen Flügelmals für den Ausgang des Kampfes keine Rolle (s. Kap. 7).

Die Flügelflecken sind mit Erlangen der sexuellen Reife zur terminalen Größe ausgeprägt. Entweder wird sie während des Larvenlebens festgelegt (größere Larven bringen größere Imagines hervor, größere Imagines haben größere Flügelflecken) oder während des Reifefraßes nach dem Schlupf könnte z.B. durch viel energiereiche Nahrung die Endgröße des Flügelmals noch beeinflusst werden.

Wenn Männchen mit größeren Flügelflecken länger Territorien besetzen können und sie dadurch einen höheren Reproduktionserfolg haben (GRETHER 1996 b, CÓRDOBA-AGUILAR 2002), müsste der Trend in der Evolution zu immer größeren Flügelflecken gehen. Bei *C. splendens* würde ein blauer Flügel selektioniert werden, der dann dem Phänotyp von *C. virgo* entsprechen würde. Allerdings ist zu bedenken, dass sich dann andere Funktionen der Flügel eventuell verschlechtern würden. Dazu zählt die Thermoregulation, denn Insekten sind

poikilotherme Tiere, die eine geeignete Betriebstemperatur durch Wärmegewinn erreichen müssen (HEATH et al. 1971; SHELLY 1982). Dabei sind die Körpergröße, die Körperfärbung, das Verhalten sowie die innere Wärmeerzeugung und –regulation von besonderer Bedeutung (HEINRICH 1993; MAY 1991). Die Thermoregulation von *C. splendens*, deren Hauptverbreitungsgebiet mittlere, sonnigen Abschnitte von Bächen und Flüssen sind, wird auch über die Flügelfärbung und –stellung geregelt.

Während GRETHER (1996 b) davon ausgeht, dass die Ausprägung von Flügelflecken durch die Konkurrenz um Paarungsterritorien selektioniert wird, also nicht durch Weibchenwahl, gibt es Autoren, die *female choice* in Betracht ziehen: theoretische Aufsätze von HAMILTON & ZUK (1982) sowie von ANDERSSON (1994) sagen voraus, dass Signale (*epigamic signals*) von der Vererbbarkeit der Männchenqualität von der sexuellen Selektion aufrechterhalten werden, wenn sie Resistenz gegenüber Parasiten signalisieren. Bei der japanischen Calopterygiden *Mnais costalis* ist die Intensität der Flügelpigmentierung vom Ernährungszustand des Männchens in der Reifephase abhängig (HOOPER et al., in press). Bei Calopterygiden sind Eugregarinen als Parasiten bekannt (ÅBRO 1996). Parasitierte Männchen haben hohe Kosten bezüglich ihrer Fitness (ÅBRO 1990; SIVA-JOTHY & PLAISTOW 1999; RANTALA 2000; CÓRDOBA-AGUILAR 2002). Wenn Weibchen von *C. splendens xanthostoma* über die Pigmentparameter der Flügelflecken bei Männchen Informationen über die Fitness und die Qualität eines Männchens erhalten können, könnten sie Nutzen für ihre Nachkommen dadurch bewirken, indem sie sich mit Männchen mit dunklen, homogenen und großen Flügelflecken paarten. Auf der anderen Seite haben mehrere experimentelle Studien gezeigt, dass Weibchen ihren Paarungspartner häufig anhand der Qualität seines Territoriums oder Brutplatzes auswählen, weniger anhand von dessen individuellen Eigenschaften (*traits*) (JONES 1981; ALATALO et al. 1986).

Kämpfe, Körpergewicht und Energiereserven

Bei Kämpfen zwischen Tieren um limitierte Ressourcen gewinnt häufig der größere Kontrahent (NEAT et al. 1998 b). Beispiele dafür gibt es im gesamten Tierreich, z.B. bei Fischen (KOOPS & GRANT 1993), Crustaceen (PAVEY & FIELDER 1996) und Huftieren (BARRETTE & VANDAL 1990). Spieltheoretische Modelle von Tierkämpfen sagen voraus, dass das relative Gewicht des jeweiligen Gegners

während des Kampfes abgeschätzt werden kann und daher die Kampfintensität und -dauer beeinflusst. Unsymmetrien in der Körpergröße führen zu Unterschieden im Vermögen, eine Ressource besetzt zu halten (PARKER 1974; MAYNARD SMITH 1982), und der Kampf wird durch Wahrnehmen dieses Ressourcen-Haltevermögens anhand von informativem *display* entschieden.

Die Evolutionsstabile Strategie (*evolutionary stable strategy* ESS) sagt voraus, dass die Gegner solange kämpfen, bis einer von ihnen abschätzt, dass seine Kosten der Auseinandersetzung die Nutzen, die die zu erobernde Ressource beinhaltet, überragen werden (ENQUIST & LEIMAR 1987). Um diese Entscheidung treffen zu können, müssen zwei Bedingungen erfüllt sein: erstens muss jeder der beiden Informationen darüber haben, wie viel der einzelne bis jetzt in den Kampf investiert hat. Zweitens, wieviel Kosten jeder noch bereit ist, auf sich zu nehmen, um die umkämpfte Ressource zu verteidigen oder zu erobern. Neben der Körpergröße nennen LEIMAR et al. (1991) Motivationsfaktoren in Bezug auf den Ressourcenwert, die die anfallenden Kosten beeinflussen. Verschiedene Kampfstrategien dienen auch dazu, Informationen darüber zu erhalten, wieviel Kosten der Gegner schon auf sich genommen hat und noch bereit ist, auf sich zu nehmen, d.h. also, Absichten oder Motivation zu signalisieren (NEAT et al. 1998a).

Entscheidungen für optimales Verhalten

Diese strategischen Entscheidungen, wie z.B. Weiterkämpfen oder Aufgeben, werden in Abschätzung der proximaten Kosten der Kontrahenten getroffen. Diese proximaten Kosten schließen sowohl physische Verletzungen als auch physische Konsequenzen ein, die im Zusammenhang mit energiekostenden Kämpfen stehen. Unterschiede in den proximaten Kosten, die die beiden Kampfgegner während der Auseinandersetzung auf sich nehmen, beeinflussen die Entscheidung *(decision-making*), weiter zu kämpfen oder aufzugeben.

Bei Fischen (ALVARENGA & VALPATO 1995; METCALFE et al. 1995) und Reptilien (WILSON et al. 1990) variiert aggressives Verhalten und der soziale Rang in Abhängigkeit von der Metabolismusrate. Die metabolischen Konsequenzen des Kämpfens, wie Energie- und Sauerstoffverbrauch und auch die Akkumulation von Metabolismusabfällen (Laktat), bedeuten hohe Kosten (HALLER 1995).

Bei Chichliden (*Tilapia zillii*) riefen ausgedehnte Kämpfe (*escalated fights*) eine deutliche Verringerung von Zuckervorräten in der Leber und in den Muskeln

hervor (NEAT et al. 1998 a). Diese Kosten nahmen mit zunehmender Kampfdauer zu und waren unterschiedlich bei Gewinnern und Verlierern. Ausgedehnte Kämpfe waren für beide Kontrahenten kostspielig, besonders aber für den Verlierer.
Die Spieltheorie von MAYNARD-SMITH (1982) beschreibt verschiedene Kampfweisen in Abhängigkeit von den Konsequenzen für den individuellen Reproduktionserfolg. Der Nutzen des Kampfes besteht in dem Erlangen des Zugangs zu einer limitierten Ressource. Der Nachteil beinhaltet sowohl den möglichen Verlust dieser Ressource und ein erhöhtes Prädationsrisiko, als auch Zeit- und Energieverluste (HUNTINGFORD & TURNER 1987). Die Wahl des optimalen Verhaltens in jeder Situation muss durch einen proximaten Mechanismus gesichert werden. Kausale Faktoren und Verhaltensentscheidungen beeinflussen Kämpfe. Kausale Faktoren sind dabei Variable, die sowohl aus der Wahrnehmung der äußeren als auch der inneren Umgebung des Tieres resultieren (McFARLAND & HOUSTON 1981). Zusammen bilden sie eine Motivationsstatus-Variable, die das Individuum mit Informationen versorgt, die essentiell für den Entscheidungsprozeß sind. Entscheidungsprozesse sind also spezifische Antworten auf eine Motivationsstatus-Variable. Z.B. sind ein geringer Blutzuckergehalt und die Wahrnehmung von Nahrung kausale Faktoren, die zusammen die Motivationsstatus-Variable „Hunger“ vergrößern und den Entscheidungsprozeß „Fressen“ auslösen, vorausgesetzt, Fressen ist das optimale Verhalten zu diesem Zeitpunkt. ELWOOD & NEIL (1992) formulieren im Kontext Kampf die entstehenden Kosten als Motivationsstatus-Variable, die die Basis für die Entscheidung für eine bestimmte Strategie sei.

Kämpfe um Territorien, die mit körperlichem Kontakt und Kräftemessen entschieden werden, werden bei Tieren meist von dem größeren und/oder kräftigeren Männchen gewonnen (ANDERSSON 1982). Der Selektionsdruck wirkt in solchen Systemen in Richtung großer Körpergröße bei Männchen, d.h., die Männchen sind hier größer als die Weibchen (ALCOCK 1998). Prachtlibellen tragen Auseinandersetzungen im Luftkampf aus, bei denen manchmal das eine Männchen versucht, den Gegner zu rammen und somit zum Absturz ins Wasser zu bringen. Meist aber verfolgen sich die Kontrahenten, wobei bestimmte Elemente des Drohfluges immer wieder erkannt werden können (HEYMER 1973; RÜPPELL

1989). Von besonderer Bedeutung bei diesen Drohflügen sind die mit blauen Flecken gezeichneten Flügel (siehe oben).

Kämpfe bei Tieren um Territorien werden oft ohne Eskalation zugunsten des Territoriumsbesitzers beigelegt (KREBS 1982; WAAGE 1988). MAYNARD-SMITH & PARKER (1976) erklärten dieses Phänomen mit einem spieltheoretischen Modell: Besitzer spielen immer den „Falken“ und kämpfen ausdauernd, während Eindringlinge „Tauben“ spielen und sich zurückziehen. Diese Bourgeois-Strategie ist nach diesen Autoren eine evolutionsstabile Strategie (ESS), wenn der Wert zu gewinnen geringer ist, als es die Kosten des Kampfes sein würden. MAYNARD–SMITH & PARKER (1976) folgerten weiter, dass Territoriumsbesitzer Auseinandersetzungen gewinnen würden, weil Revierbesitz als willkürliche Asymmetrie genutzt wird und damit hilft, Kampfkosten zu sparen. Dieses Modell ist von GRAFEN (1987) als nicht stabil kritisiert worden, wenn a) Revierbesitz für einige Zeit andauert, b) Fortpflanzung nur in den Territorien stattfindet und c) freie Territorien selten sind. Unter diesen Voraussetzungen könnten sich nichtterritoriale Männchen mit der Bourgeoisstrategie nur in dem selten Fall fortpflanzen, wenn ein Revier frei geworden ist. Ihre Reproduktionschancen seien daher minimal, was wiederum die relativen Kosten eines Kampfes für diese Männchen verringere. Nach GRAFEN (1987) werden Territorien von ”besseren” Männchen gehalten und wechseln ihren Besitzer nur nach ernsten Kämpfen.

Um territoriale Konflikte lösen zu können, ist Signalgebung wichtig (HURD 1997, BRADBURY & VEHRENCAMP 1998). In stabilen Signalsystemen sollten die Signale verlässlich und damit evolutionsstabil sein, denn die Kosten für das Vortäuschen eines falschen Status und die Kosten von Kämpfen sollten vermieden werden (JOHNSTONE & NORRIS 1993; JOHNSTONE 1997).

Eine Untersuchung von FITZSTEPHENS & GETTY (2000) zeigt, dass der Körper von *C. maculata* Männchen mit großem Fettgehalt blau ist, während Männchenkörper mit weniger Fett grüner erscheinen. Die Männchenfärbung resultiert aus einem Interferenz-Reflektor-System in der Epikutikula, die aus mehreren Schichten besteht. Bei Männchen mit viel Fett sind die Lamellenschichten mehr zusammengepresst und die Hauptrefflektion findet bei kürzeren Wellenlängen statt, so dass diese Tiere blauer erscheinen als Artgenossen mit weniger Fett. Territoriale Männchen sind jung (< 2 Wochen) (FITZSTEPHENS

& GETTY 2000) und haben mehr Fett als ältere (MARDEN & WAAGE 1990; PLAISTOW & TSUBAKI 2000). Ältere Männchen verlieren häufiger Kämpfe und damit ihre Territorien (FORSYTH & MONTGOMERIE 1987).

Auf Grund ihrer Ergebnisse schreiben FITZSTEPHENS & GETTY (2000), dass die Körperfarbe verlässliche Hinweise auf den Fettgehalt von *C. maculata* Männchen geben und somit genutzt werden könnte, den territorialen Status eines Männchens einzuschätzen. Diese Studie zeigt jedoch nicht, ob die Libellen Farbhinweise nutzen, um Kampfgegner einzuschätzen und dann gegebenenfalls den Kampf beilegen.

Kämpfe und Fettgehalt müssen jedoch differenziert betrachtet werden. PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) zeigten, dass in ihrem System bei *C. splendens xanthostoma* Männchen bei langanhaltenden Kämpfen (*escalated fights*) siegten, die die größeren Fettvorräte hatten. Damit ist in diesem System die Eroberung von Revieren und damit der Paarungserfolg abhängig vom Fettgehalt des Individuums. Dieses Ergebnis konnte ich bei *C. splendens* nicht bestätigen. Der Ausgang von Kämpfen war unabhängig vom Fettvorrat der Männchen. Individuen mit wenig Fett gewannen Auseinandersetzungen mit „fetten“ Kontrahenten. Leider nennen PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) die Kämpfe nur langanhaltend, ohne die genaue Dauer anzugeben. MARDEN & WAAGE (1990) bezeichnen als langanhaltende Kämpfe solche Auseinandersetzungen, die 500 Sekunden oder länger andauern. Bei meiner Untersuchung waren solche langandauernden Kämpfe sehr selten zu beobachten. Größtenteils waren die Kämpfe immer wieder von Sitzpausen unterbrochen und dauerten nur wenige Minuten. Hier war der Kampfentscheid nicht vom Fettvorrat der Kontrahenten abhängig (Abb 8.1).

Da der Fettgehalt von Prachtlibellenmännchen mit fortschreitenden Alter abnimmt (MARDEN & WAAGE 1990; PLAISTOW & TSUBAKI 2000), könnte es sein, dass Männchen mit wenig Fett älter sind und daher mehr Kampferfahrung haben (KIRKTON 2001). Auch MARDEN & ROLLINS (1994) nehmen an, dass der Fettgehalt bei älteren Männchen nicht so entscheidend ist. Sie könnten ihren Gegner täuschen oder energiesparender fliegen und dann Kämpfe gegen Gegner mit mehr Reserven trotzdem gewinnen. Weiterhin ist zu berücksichtigen, dass PLAISTOW & SIVA-JOTHY (1996) ihre Untersuchungen an einer Population mit geringen Dichten vorgenommen haben. Die Dichte der Prachtlibellen an der Oker war erheblich höher und langanhaltende Kämpfe waren selten. Im August brach das

Territorialsystem bis auf in wenigen Revieren zusammen (HILFERT-RÜPPELL und RÜPPELL in prep.). Männchen flatterten gemeinsam über Eiablagesubstraten, kämpften fast nicht und versuchten, ankommende Weibchen ohne Balz zu greifen. Für die Eroberung von Revieren trat das Fettdepot als entscheidender Faktor hier in den Hintergrund. Vielmehr waren solche Männchen erfolgreich, die eine Paarung in dem Territorium erzielen konnten (siehe unten).

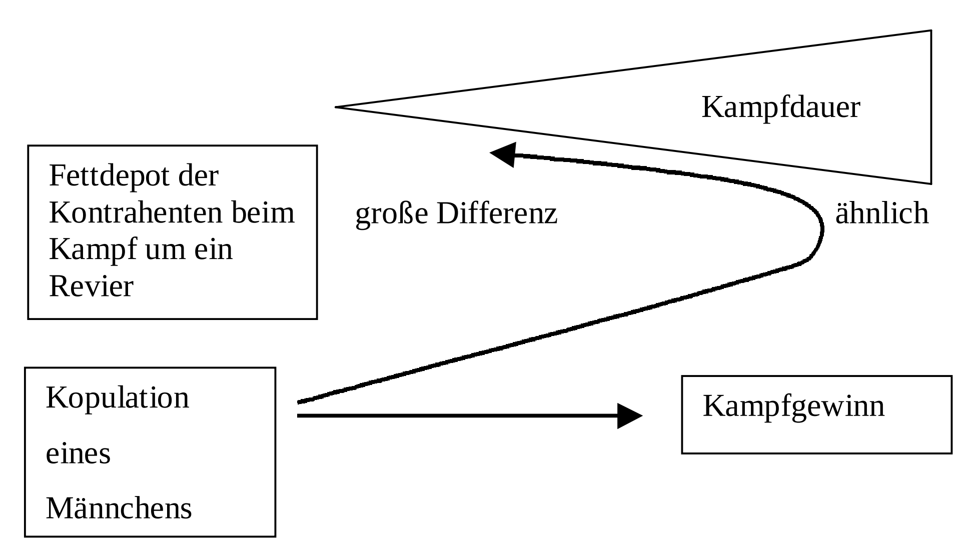


Abb.8.1: Einflussgrößen auf Kampfdauer und Kampfentscheid bei der Auseinandersetzung von *C. splendens* Männchen um ein Revier. Je ähnlicher der Fettvorrat der Kontrahenten ist, desto länger dauern die Kämpfe. Erreicht ein Männchen eine Kopulation, gewinnt es meist den Kampf und die Kampfdauer ist kürzer als vor der Paarung. Dabei spielt das Fettdepot keine Rolle mehr.

Die Dauer von Kämpfen bei Männchen von *C. splendens* wurde vom Fettgehalt beeinflusst: Je kleiner der Unterschied im Fettgehalt zwischen den beiden Kontrahenten war, desto länger dauerte der Kampf (Abb. 8.1). Da Männchen von *C. maculata* nach MARDEN & ROLLINS (1994) vermutlich den Fettvorrat des Gegners anhand seines *displays* während des Kampfes abschätzen können, ist es möglich, dies auch für *C. splendens* anzunehmen. Während der Kämpfe treten bestimmte Elemente immer wieder auf, und die Kämpfenden zeigen häufig gleichzeitig gleiche Verhaltensweisen bzw. Posen (HEYMER 1973). Bei abnehmender Energieverfügbarkeit können sich diese Posen für den Kontrahenten erkennbar verändern (MARDEN & ROLLINS 1994). Damit können Männchen entscheiden, weiterzukämpfen oder aufzugeben. Diese Entscheidung (*decision-making*) wird aber entscheidend davon beeinflusst, wie hoch der Ressourcenwert für das jeweilige Männchen ist, wie die vorliegende Untersuchung zeigt.

Kämpfe und Wert der umkämpften, limitierten Ressource

Die Kampfbereitschaft von Männchen ist auch vom Ressourcenwert abhängig, d.h. von der Güte des Territoriums. Diese wird durch die Begegnungsrate mit Rivalen und Prädatoren sowie durch die Anzahl von Weibchen, die es anzieht, beeinflusst (EWALD & CHARPENTIER 1978; WALTZ 1982). Letztere ist besonders entscheidend, denn die Fitness eines Männchens hängt direkt mit der Weibchen- bzw. Paarungsanzahl zusammen (WALTZ 1982). SWITZER (1997) fand bei der Großlibellenart *Perithemis tenera* heraus, dass Individuen ihren eigenen Paarungserfolg nutzen, um die Qualität eines Territoriums abzuschätzen.

Der Ressourcenwert von Territorien ist bei Männchen von *C. splendens* und *C. haemorrhoidalis* abhängig von Paarungen in dem Revier und von Störungen durch Prädatoren. Zwar kämpften die Männchen von *C. splendens* länger, wenn ihr Fettgehalt ähnlich war. Nach einer Paarung des unterlegenen Männchens war die Dauer der Kämpfe - mit dem gleichen Kontrahenten wie zuvor – jedoch nicht mehr mit dem Fettgehalt korreliert. Vielmehr gewann meist das Männchen den Kampf, das sich gepaart hatte, und die Auseinandersetzung war kürzer als vor der Kopula. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit der Publikation über die Evolution des Kampfverhaltens von ENQUIST & LEIMAR (1987), worin Individuen, die den Wert einer Ressource höher einschätzen als ihre Gegner, härter kämpfen und somit die Wahrscheinlichkeit vergrößern, den Kampf zu gewinnen.

Auch hier zeigt sich, wie bereits bei dem Paarungsverhalten im Enclosure, wieder die Flexibilität im Verhalten der Prachtlibellen. Der Ressourcenwert muss von dem Männchen eingeschätzt werden und dient als Entscheidungshilfe für die Kampfdauer. Das Ziel ist die Maximierung der Fitness. Für das Männchen, das eine Paarung erzielt hatte, stieg der Ressourcenwert des Reviers, denn Weibchen kamen hierher zur Kopula. Weitere mögliche Paarungen machten es somit lohnenswert, dieses Territorium zu erobern. Der Ressourcenwert wird aber nicht nur durch Rivalen und Weibchen beeinflusst, sondern auch durch Prädatoren.

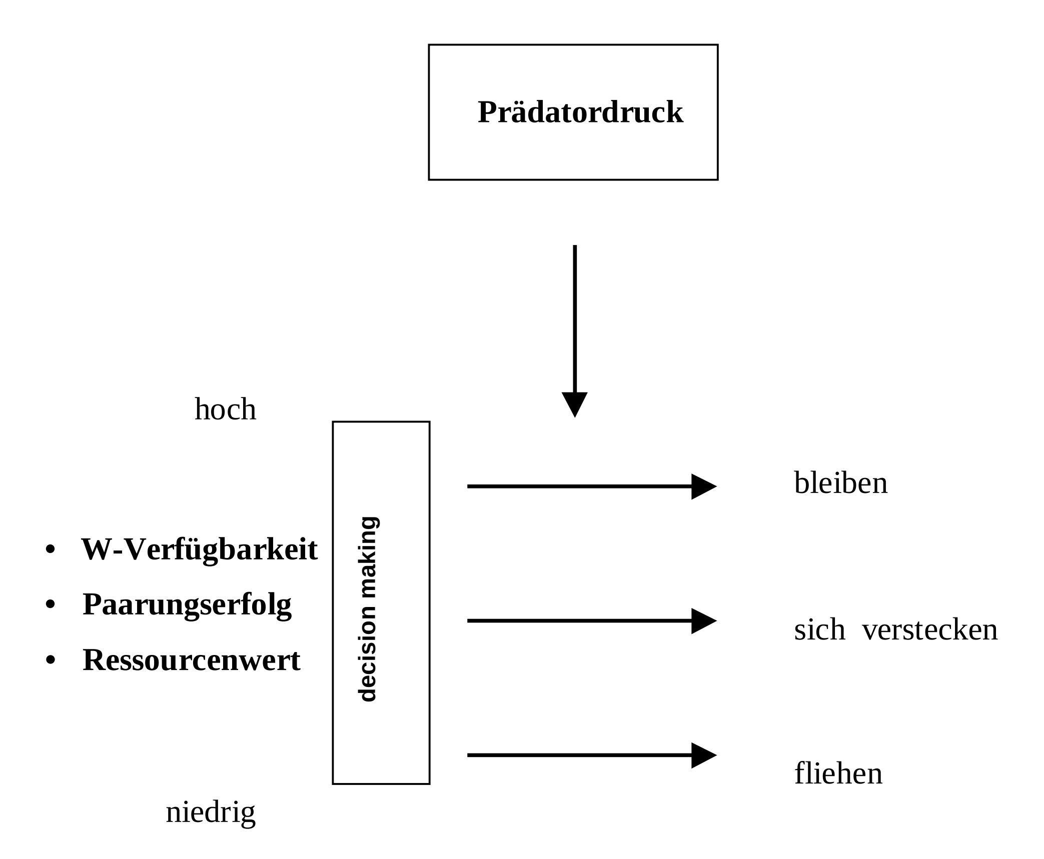


Abb. 8.2: Faktoren, die ein territoriales Männchen einer Prachtlibelle nach einem Prädationsversuch durch einen Frosch oder eine Wasserspinne beeinflussen, sein Revier zu verlassen oder darin zu verbleiben. (Verändert nach MALCOM 1992). Prachtlibellen reagierten auf einen Prädationsversuch, indem sie blieben, flohen oder sich versteckten, d.h. dem Bereich, in dem der Prädator saß, mieden. Die Taktik der Räuber bestand bei Frosch und Spinne aus lauern, Frösche schlichen sich auch an Prachtlibellen an, was als „aktive Suche" bezeichnet werden kann. W-Verfügbarkeit = Weibchen-Verfügbarkeit.

Beutegreifer wie z.B. Wasser-Raubspinnen (*Dolomedes* sp.) und Grünfrösche (*Rana esculenta*) im Territorium beeinflussten das Verhalten des Revierbesitzers nach einem erfolglosen Prädationsversuch (Abb. 8.2).

Männchen von *C. haemorrhoidalis,* die das Territorium gerade erst besetzt hatten, als die Spinne sie attackierte, verließen sofort das Revier. Nach einem erfolglosen Froschsprung gaben mehr als die Hälfte der Prachtlibellenmännchen das Revier auf. Sie mussten eine Kosten-Nutzen-Bilanz ziehen und eine Entscheidung treffen. Es kam vermutlich zum Verlassen des Territoriums, weil die Kosten, der mögliche Tod, den Nutzen, die mögliche Paarung, übertrafen. Diejenigen Männchen, die trotzdem im Revier blieben, hatten entweder bereits Weibchen angebalzt oder sogar schon eine Paarung erzielt. Damit war die Attraktivität des Territoriums für Weibchen - und der Nutzen für die Männchen hier territorial zu bleiben - deutlich geworden. Prachtlibellenmännchen können also die Qualität ihres Reviers einschätzen. Hierbei scheint der Paarungserfolg ein Schlüsselfaktor für die Entscheidung (*decision-making*) von Männchen zu sein, ein Territorium zu verlassen oder darin zu bleiben.

Geographische Variationen im Paarungsverhalten

Geographische Variationen im Verhalten einer Art wurden bisher selten untersucht, vielmehr fokussiert das Interesse vieler Studien auf geographische Variationen in der Morphologie und der Genetik (ZINK & REMSEN 1986; FOSTER 1999). Aus einem historischen Blickwinkel betrachtet gibt es Gründe anzunehmen, dass das Verhalten, insbesondere das sexuelle Verhalten zwischen Populationen der gleichen Art, wenig variieren sollte. Für LORENZ (1970) war das Balzverhalten eine angeborene Erbkoordination, also eine stereotype Sequenz von Aktionen. Eine zweite Begründung liegt in der Annahme, dass Männchen und Weibchen Signale haben sollten, um sich als Angehörige derselben Art zu erkennen. Interspezifische Paarungen mit der Zeugung von infertilen Hybriden und damit Verschwendung von Ressourcen sollte vermieden werden (DOBZHANSKY 1937). Als Konsequenz sollten unzweideutige Signale und damit Invarianz selektioniert werden (VERRELL 1999).

Betrachtet man die Zeitbudgets von territorialen Männchen von *C. splendens* an der Oker in Norddeutschland und von *C. splendens* an La Chapelette in Südfrankreich,

so zeigt sich, dass die Männchen an der Oker früher ihre Reviere besetzten und auch länger in ihnen verblieben. Statistisch gab es keine Unterschiede in der Balzhäufigkeit, jedoch in der Häufigkeit und Dauer, mit der die Männchen Weibchen verfolgten. Die Männchen an La Chapelette verfolgten im Mittel fünf mal so häufig Weibchen wie Männchen an der Oker.

Hingegen ergriffen Männchen der norddeutschen Population Weibchen häufiger im Enclosure und waren erfolgreicher im Erzielen von Kopulationen als die Männchen der südlichen Population. Dieser Unterschied in der Intensität des Verhaltens zeigte sich auch in den Anzahlen von Schlafplatzkopulationen (HILFERT–RÜPPELL & RÜPPELL in prep.). Während Männchen an der Oker morgens und abends häufig Weibchen ohne Balz an diesen Übernachtungsplätzen ergriffen, zeigten Männchen an La Chapalette nur 1/ 3 dieser Aktivität. Auch im Erreichen einer Kopulation am Schlafplatz waren die norddeutschen Männchen erfolgreicher. Möglicherweise ist diese geographische Variationen im Schlafplatz- und Enclosure-Paarungsverhalten Ausdruck unterschiedlicher klimatischer Zwänge. Schönwettertage sind in Südfrankreich häufiger als in Norddeutschland, so dass die Männchen an der Oker jede Gelegenheit nutzen, um sich zu paaren und um somit ihre Fitness zu erhöhen. Diese Interpretation wird unterstützt durch die Beobachtung, dass bei der südlicher verbreiteten Prachtlibellenart *C. hamorrhoidalis* Schlafplatz– und auch Enclosurekopulationen während des Beobachtungszeitraums nicht stattfinden.

Paarungserfolg und Fitnessoptimierung

Tiere investieren Zeit, Energie und Ressourcen bei der Paarung. Der Gewinn dieser Investition wird in überlebenden Nachkommen gemessen und als Reproduktionserfolg bezeichnet. Diese persönliche Reproduktion ist die direkte Fitness eines Individuums (ALCOCK 1998). Jedes Individuum sollte sich so verhalten, dass es seine Fortpflanzung und damit seine Fitness optimiert. Diesbezüglich haben Wissenschaftler einen Konflikt zwischen den beiden Geschlechtern entdeckt (THORNHILL & ALCOCK 1983): während Weibchen nur wenige befruchtungsfähige Eier produzieren und daher einen oder nur wenige Paarungspartner mit guten Genen für gute Nachkommen bevorzugen, versuchen Männchen auf Grund ihrer großen Spermamenge so viele Kopulationen wie möglich zu erzielen. Je mehr Eier sie befruchten können, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass wenigstens einige Nachkommen überleben und dann

ihrerseits wieder zur Fortpflanzung kommen. So paaren sich auch Prachtlibellenmännchen bei guten Bedingungen mehrfach an einem Tag. Der Paarungserfolg der Männchen sowohl im Freiland als auch im Enclosure ist jedoch nicht zufallsverteilt. Im Freiland kamen Männchen, die eine Kopula erzielten, danach häufiger zu einer oder mehreren erneuten Paarungen. Auch im Enclosure hatten Männchen nach einer frühen Kopula mehr Kopulationen als solche Männchen, die sich erst später paarten. Paarungen erhöhen also den sexuellen Antrieb von Männchen. Vermutlich bewirkt eine Änderung des Hormonlevels die schnelle Veränderung im Verhalten (siehe unten). Das Männchen ist nach einer erfolgreichen Paarung motivierter, erneut ein Weibchen anzubalzen oder zu greifen. Dieses Ergebnis widerspricht dem lange in der Verhaltensforschung gängigen Modell von LORENZ (1978). Dieses beschreibt den Stau eines bestimmten Verhaltens, der immer mehr zunimmt, bis das Verhalten endlich ausgeführt wird. Danach ist die Motivation, dieses Verhalten zu zeigen, gering, die Energie dafür akkumuliert sich aber wieder als eine Funktion der Zeit.

Sicherlich gibt es Verhaltensweisen, die auch heute noch gut mit dem Lorenz'schen Modell beschrieben werden können. So steigt die Tendenz zu trinken oder zu essen mit voranschreitender Zeit, d.h. mit dem Zeitraum, wann dieses Verhalten zuletzt ausgeführt wurde. Andererseits gibt es wenig Evidenz, dass die Tendenz, Aggressionen zu zeigen mit der Zeit ansteigt, wann dieses Verhalten zuletzt ausgeführt wurde (PAYNE 1998). Auch der Paarungsantrieb der Prachtlibellenmännchen lässt sich nicht mit diesem Modell beschreiben. Offenbar beeinflussen hier endogene Faktoren wie Hormone und exogene Faktoren wie Weibchenverfügbarkeit das Paarungsverhalten.

Gegensätzlich zu dem LORENZ'schen Modell (1978) zeigt sich also anhand der vorliegenden Ergebnisse, dass eine Paarung Männchen eher zu einer erneuten Paarung stimulierte, als dass sie die Motivation für eine erneute Kopula senkte. Zutreffend jedoch ist, dass sich die Energie für das Ausüben eines Verhaltens als Funktion der Zeit akkumulieren kann. So versuchten Männchen, die im Enclosure drei Tage ohne Weibchen gehältert wurden, beim Zusammensetzen der beiden Geschlechter signifikant häufiger, die Weibchen ohne Balz zu packen und sie kopulierten signifikant länger als Männchen, die frisch gefangen mit Weibchen im Enclosure zusammengesetzt wurden. Die gehälterten Männchen reduzierten die Balz und versuchten vielmehr, sich ein Weibchen durch Zupacken zu sichern. Die

sich anschließende lange Kopulationszeit lässt sich damit erklären, dass der Weibchenentzug für die Männchen ein Hinweis auf eine geringe Weibchendichte sein könnte. Um ihre Befruchtungswahrscheinlichkeit zu erhöhen war es sinnvoll, den Samen des Männchens, der zuvor mit dem Weibchen kopuliert hatte, gründlich auszuräumen. Die Flexibilität im Verhalten der gehälterten Männchen könnte aber auch mit einer Entscheidung (*decision-making*) erklärt werden. Die Männchen wählten zwischen verschiedenen Verhaltensoptionen aus: anstatt zu balzen ergriffen sie die Weibchen möglichst schnell, anstatt für eine durchschnittliche Dauer der Kopulation verlängerten sie diese und zogen es vor, den Samen eines Vorgängers sorgfältig zu entfernen. Scheinbar können auch Prachtlibellen, wie z.B. auch Bienenfresser (ALCOCK 1998), Schlüsselfaktoren ihrer Umgebung wahrnehmen und sich aus einem limitierten Set von Optionen für Verhaltensweisen entscheiden, die ihre Fitness maximieren.

Der erhöhte sexuelle Antrieb nach einer Kopulation, der die Männchen von *C. splendens* nach frühen Paarungen zu erneuten Kopulationen verhilft, könnte durch eine erhöhte Sekretion von Hormonen bewirkt werden (Abb. 8.3). Hierbei könnten Neurohormone (TRUEMAN et al. 1998), die bei der Paarung im Oberschlundganglion des Männchens ausgeschüttet werden, kurzfristige Verhaltensänderungen bewirken.

Neurohormonkaskaden werden als der wichtigste Einflussgröße auf die Motivation von Individuen verantwortlich gemacht (ZUPANC 1996; TRUEMAN et al. 1998; ROEDER 1999). Dabei scheint dem Neurohormon Oktopamin eine bedeutende Rolle zuzukommen. So fanden ADAMO et al. (1995) heraus, dass der Oktopamintiter in der Haemolymphe von Männchen der Grillenart *Gryllus bimaculatus* während aggressivem, antagonistischen Verhalten, während der Balz und nach fünf Minuten Flug anstieg. Damit scheint dieses Neurohormon ausgeschüttet zu werden, um das Tier für eine Periode gesteigerter Aktivität vorzubereiten oder um bei der Erholung nach einer Zeit höheren Energieverbrauchs zu helfen. Oktopamin bei Insekten wird als Equivalent zum Adrenalin von Wirbeltieren angesehen (MILLER 1997).

Bei Männchen von *Gryllus bimaculatus* reicht der Kontakt der Antennen mit anderen Männchen oder Weibchen aus, dass der Oktopamintiter in der Haemolymphe ansteigt. Bei *C. splendens* ist es denkbar, dass das Wahrnehmen von Weibchen auch eine vermehrte Ausschüttung von Neurohormonen bewirkt, da bei

Libellen die optischen Sinne im Vordergrund stehen. Damit wäre es möglich, die gesteigerte Aktivität der Männchen nach der Hälterung ohne Weibchen und auch die Wertsteigerung eines Territoriums durch den Besuch von Weibchen zu erklären.
Die Injektion von Oktopamin in Heimchen (*Acheta domesticus*) bewirkte eine Zunahme von Lipid- und Zuckertitern in der Haemolymphe nach wenigen Minuten (WOODRING et al. 1989). Das Maximum war allerdings erst nach 30 Minuten erreicht. DAVENPORT & EVANS (1984) beschreiben, dass das stresserzeugende Hantieren mit Heuschrecken deren Oktopamintiter in der Haemolymphe ansteigen lässt, während ADAMO et al. (1995) dieses Ergebnis für Grillen nicht bestätigen konnten. Die letzteren Autoren schließen daraus, dass Oktopamin nicht bei allen Insekten gleich wirkt. Möglicherweise variiert die Funktion von Oktopamin in Abhängigkeit von der Physiologie der Insekten und ihrer ökologischen Nische. Falls bei Libellen Oktopamin oder ein ähnliches Neurohormon für eine gesteigerte Aktivität verantwortlich ist, könnte bei *C. splendens* die Ausschüttung dieses Hormons eine schnellere Bereitstellung von Energiereserven bewirken, was Männchen nach einer Kopulation ermöglichte, Kämpfe zu gewinnen, bei denen sie zuvor unterlegen waren. Auch die häufigeren Revierflüge nach einer Kopulation ließen sich so erklären. Die schnellere Bereitstellung von Energiereserven mit einem Maximum nicht erst nach 30 Minuten ließe sich mit der schnelleren Reaktionsgeschwindigkeit von Substanzen mit zunehmender Temperatur erklären. Während *Gryllus bimaculatus* seine größte Fortpflanzungsaktivität zwei Stunden nach Dunkelwerden erreicht (ADAMO et al. 1995), paaren sich Prachtlibellen am häufigsten zwischen 10:00 und 17:00 Uhr (HEYMER 1973; LINDEBOOM 1996).

Zusammenfassend können die Ergebnisse so gedeutet werden, dass kurzfristig individuelle Qualitäten wie z.B. der sexuelle Antrieb zur Optimierung der Fortpflanzung entscheidend sind. Dies ist das Erfolgsprinzip auf der „kleinen Zeitskala“. Langfristig oder im größeren Zeitrahmen sind aber auch morphologische Parameter wie z.B. die Größe der Flügelflecken bei der Eroberung von Revieren oder das Fettdepot in kalten Wetterperioden von Bedeutung.

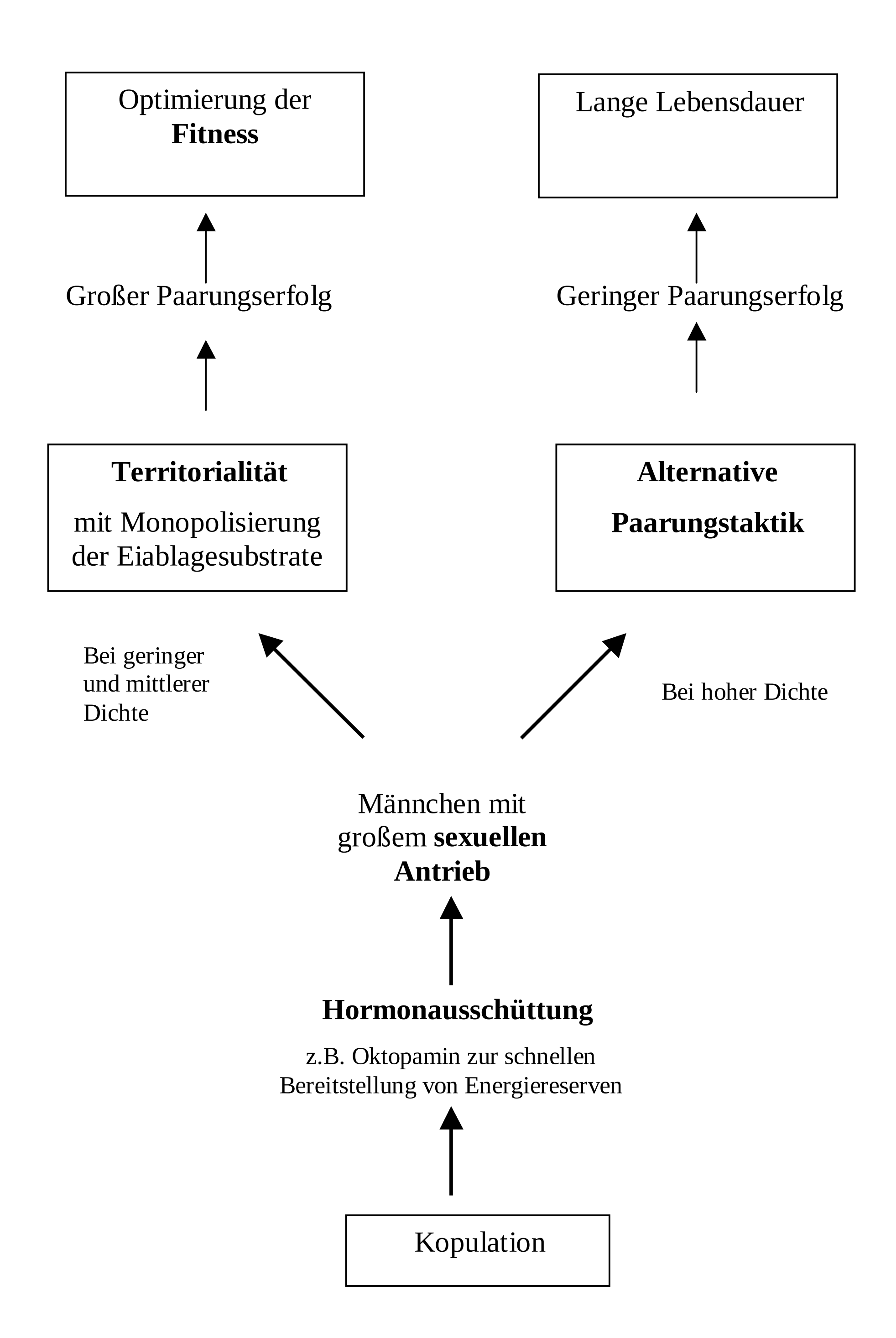


Abb.8.3: Paarungserfolg und Optimierung der Fitness von Prachtlibellenmännchen mit territorialem Fortpflanzungsverhalten bzw. alternativer Paarungstaktik

Ausblick

Die im letzten Abschnitt angesprochenen Prozesse nach einer Kopulation auf hormoneller Basis hätten den Rahmen dieser Arbeit gesprengt und intensives Einarbeiten in biochemische Verfahrensweisen erfordert. Dennoch hätte ich gerne Licht in diesen jetzt leider nur hypothetisch diskutierten Teil meiner Arbeit geworfen. Sollte es gelingen, Neurohormone nachzuweisen, die nach einer Paarung vermehrt ausgeschüttet werden, läge eine nachweisbare physiologische Grundlage für den sonst nicht exakt wissenschaftlich fassbaren und messbaren Begriff des Antriebs oder der Motivation vor. Diese hormonelle Verstärkung nach einer Kopulation wäre ein wichtiger Baustein für unser Verständnis der intrasexuellen Selektion: Erfolg macht Erfolg, d.h., bereits erfolgreiche Männchen haben noch mehr Erfolg und können somit ihre Fortpflanzung und Fitness optimieren.

Ein weiterer Aspekt, der hier nur kurz behandelt werden konnte, ist die Variation im Verhalten auf Grund von unterschiedlichen geographischen Bedingungen. Während in der Vergangenheit Unterschiede in der Morphologie und Genetik im Mittelpunkt standen, rücken Verhaltensunterschiede in neuerer Zeit in das wissenschaftliche Interesse. Dabei können Informationen über die Flexibilität und Plastizität auf der einen Seite und genetisch festgelegte Komponenten auf der anderen Seite im Verhalten gewonnen werden. Eine wichtige Voraussetzung ist jedoch, dass Untersuchungen an Tieren vorgenommen werden, die in etwa gleich hohen Dichten vorkommen, weil sich das Verhalten dichteabhängig stark ändern kann. Beachtet man dieses nicht, könnten Unterschiede im Verhalten geographischen Ursachen zugeordnet werden, obwohl der eigentliche Grund in der Anzahl der Tiere im Lebensraum liegt.

9 Zusammenfassung

Die Zusammenfassungen der wichtigsten Ergebnisse finden sich jeweils am Ende der Ergebnisteile der einzelnen Kapitel:

10 Literatur

Åbro, A. 1990. The impact of parasites in adult populations of Zygoptera. Odonatologica 19: 223-233.

Åbro, A. 1996. Gregarine infection of adult *Calopteryx virgo* L. (Odonata: Zygoptera). Journal of natural history 30 (6): 855-860

Adamo, S.A., C.E. Linn & R.R. Hoy 1995. The role of neurohormonal octopamine during 'fight or flight' behaviour in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. Journal of experimental Biology 198: 1691 – 1700.

Aguilar d', J. & J.L. Dommanget 1998. Guide des libellules d'europe et d'afrique du nord. Delachaux et Niestlé, Lausanne (Switzerland) – Paris, second edition.

Alatalo, R., A. Lundberg & C. Glynn 1986. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. Nature 323: 152-153.

Alcock, J. 1979. Multiple mating in *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae) and the advantage of non-contact guarding by males. Journal of Natural History 13: 439-446.

Alcock, J. 1983. Mate guarding and the acquisition of new mates in Calopteryx maculata (P. de Beauvois) (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica 12 (2): 153 – 159.

Alcock, J. 1987. The effects of experimental manipulation of resources on the behaviour of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defence polygyny. Canadian Journal of Zoology 65: 2475-2482.

Alcock, J. 1989. The mating system of *Brechmorhoga pertinax* (Hagen): The evolution of brief patrolling bouts in a "territorial" dragonfly (Odonata: Libellulidae). Journal of Insect Behavior 2: 49-62.

Alcock, J. 1993. Differences in site fidelity among territorial males of the carpenter bee *Xylocopa varipuncta* (Hymenoptera: Anthophoridae). Behaviour 125: 199-217.

Alcock, J. 1995. Body size and its effect on male-male competition in *Hylaeus alcyoneus* (Hymenoptera: Colletidae). Journal of Insect Behavior 8 (2): 149-159.

Alcock, J. 1996. Provisional rejection of three alternative hypotheses on the maintenance of a size dichotomy in males of Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Apidae, Apinae, Anthophorini). Behavioral Ecology and Sociobiology 39: 181-188.

Alcock, J. 1998. Animal Behavior: an evolutionary approach. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp 640.

Alcock, J., C.E. Jones & S.L. Buchmann 1977. Male mating startegies in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). American Naturalist 111: 145-155.

Alvarenga, C.M.D. & G.L.Volpato 1995. Agonistic profile and metabolism in alevins of the Nile tilapia. Physiological Behavior 57. 75-80.

Anders, U. & G. Rüppell 1997. Zeitanalyse der Balzflüge europäischer Prachtlibellen-Arten zur Betrachtung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen (Odonata: Calopterygidae). Entomologia Generalis 21(4): 253-264.

Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton.

Anholt, B.R. 1991. Measuring selection on a population of damselflies with manipulated phenotype. Evolution 45: 1091-1106.

Anholt, B.R. 1992. Sex and habitat differences in feeding by an adult damselfly. Oikos 65: 428-432.

Anholt, B.R. 1997. Sexual size dimorphism and sex-specific survival in adults of the damselfly *Lestes disjunctus*. Ecological Entomology 22: 127-132.
Arnqvist, G. 1992. Pre-copulatory fighting in a water strider: intersexual conflict or mate assessemnt? Animal Behaviour 43: 559-568.
Banks, M.J. & D.J. Thompson 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. Animal Behaviour 33: 1175-1183.
Barrette, C. & D. Vandal 1990. Sparring, relative antler size and assessment in male caribou. Behavioural Ecology and Sociobiology 26: 383-387.
Battin, T.J. 1993. The odonate mating system, communication, and sexual selection: a review. Boll. Zool. 60: 353-360.
Beletsky, L.D. & G.H. Orians 1987. Site fidelity and territorial movements of males in a radiply declining population of yellow-headed blackbirds. Behavioural Ecology and Sociobiology 34: 257-265.
Bell, G. 1982. The masterpiece of nature. University of California Press, Berkeley.
Bensch, S. & D. Hasselquist 1991. Territory infidelity in the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. Journal of Animal Ecology 60: 857-871.
Bissoondath, C.J. & C. Wiklund 1995. Protein content of spermatophores in relation to monandry/ polyandry in butterflies. Behavioural Ecology and Sociobiology 37: 365-371.
Bissoondath, C.J. & C. Wiklund 1996. Effect of male mating history and body size on ejaculate size and quality in two polyandrous butterflies, *Pieris napi* and *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae). Functional Ecology 10: 457-464.
Blanckenhorn, W.U. & S.N.T. Viele 1999. Foraging in yellow dung flies: testing for a small-male time budget advantage. Ecological Entomology 24: 1-6.
Bradbury, J.W. & M.B. Andersson (ed.) 1987. Sexual selection: testing the alternatives. John Wiley & Sons, New York.
Bradbury, J.W. & S.L. Vehrenkamp 1998. Principles of animal communication. Sinauer: Sunderland, Massachusetts.
Brey, P.T. & D. Hultmark, 1998. Molecular mechanisms of immune responses in insects. Chapman and Hall.
Bucher, T.L.; M.J.Ryan & G.A. Bartholomew 1982. Oxygen consumption during resting, calling, and nest building in the frog, *Physalameus pustulosus*. Physiological Zoology 55: 10-22.
Buskirk, R.E. & K.J. Sherman 1985. The influence of larval ecology on oviposition and mating strategies in dragonflies. Florida Entomologist 68: 39-51.
Butcher, G.S. & S. Rohwer 1989. The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. Current Ornithology 6: 51-108.
Campanella, P.J. 1975. The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies (Odonata: Anisoptera) II: *Libellula luctosa* (Burmeister). Behavior 54: 49-87.
Clutton-Brock, T.M. 1983. The costs of reproduction of red deer hinds. Journal of Animal Ecology 52: 367-384.
Clutton-Brock, T.M. 1988. Reproductive Success (T.M. Clutton-Brock) (ed.), University of Chicago Press, Chicago, London.
Clutton-Brock, T.M., S. Albon, R. Gibson & F.E. Guiness1979. The ligical stag: adaptive aspects of fighting in Red Deer (*Cervus elaphus* L.). Animal behaviour 27: 211-225.
Clutton-Brock, T.M., P.H. Harvey & B. Rudder 1977. Sexual dimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates. Nature 269: 797-800.

Conrad, K.F. & T.B. Herman 1987. Territorial and reproductive behaviour of *C. aequabilis* SAY (Odonata: Calopterygidae) in Nova Scotia, Canada. Advances in Odonatology 3: 41-50.

Conrad, K.F. & G. Pritchard 1988. The reproductive behaviour of *Argia vivida* Hagen: an example of a female-control mating system (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 17: 179-185.

Conrad, K.F. & G. Pritchard 1992. An ecological classification of odonate mating systems: The relative influence of natural, inter- and intra-sexual selection. Biological Journal of the Linnean Society 45: 255-269.

Convey, P. 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Libellulidae). Behaviour 51: 125-141.

Corbet, P.S. 1962. A biology of dragonflies. Witherby, London.

Corbet, P.S. 1999. Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press.

Cordero, A. 1999. Forced copulations and female contact guarding at a high male density in a calopterygid damselfly. Journal of Insect Behavior 12 (1): 27-38.

Cordero, A. & P.L. Miller 1992. Sperm transfer, displacement and precedence in *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). Behavioural Ecology and Sociobiology 30: 261-267.

Córdoba-Aguilar, A. 1999. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. Proceedings of the Royal Society of London B 266: 779-784.

Córdoba-Aguilar, A. 2000. Reproductive behaviour of the territorial damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* Ocharan (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica 29 (4): 295-305.

Córdoba-Aguilar, A. 2002. Wing pigmentation in territorial male damselflies *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. Animal Behaviour 63: 759-766.

Crean, C.S., D.W. Dunn, T.H. Day & A.S. Gilburn 2000. Female mate choice for large males in several species of seaweed fly (Diptera: Coelopidae). Animal Behaviour 59: 121-126.

Darwin, C., 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London.

Davenport, A.P. & P.D. Evans 1984. Stress – induced changes in the octopamine levels of insect haemolymph. Insect biochem. 14: 135 –143.

Dill, L.M. 1978. An energy-based model of optimal feeding-territory size. Theor. Popul. Biol. 14: 396-429.

Dobzhansky, T. 1937. Genetics and the origin of species. Columbia University Press, New York.

Dumont H.J. 1972. The taxonomic status of *Calopteryx xanthostoma* (Charpentier, 1825) (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica 1: 21-29.

Eberhard, W.G. 1985. Sexual selection and animal genitalia. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Eberhard, W.G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. J.R. Krebs & T. Clutton-Brock (eds.), Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Elwood, R.W. & S.-J. Neil 1992. Assessments and decisions: a study of information gathering by hermit crabs. London: Chapman & Hall.

Emlen, S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. Behavioural Ecology and Sociobiology 1: 283-313.

Emlen, S.T. & L.W. Oring 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Sience 196: 215-223.

Endler, J.A. 1983. Natural and sexual selection on colour patterns in poeciliid fishes. Environmental Biology of Fishes 9: 173-190.

Enquist, M. & O. Leimar 1987. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. Journal of theoretical Biology 127: 187-205.

Enquist, M., O. Leimar, T. Ljungberg, Y. Mallner & N. Segredhl 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. Animal Behaviour 40: 1-14.

Ewald, P.W. & F.L. Charpenter 1978. Territorial responses to energy manipulation in the Anna hummingbird. Oecologia 31: 277-292.

Fincke, O.M. 1982. Lifetime mating success of a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). Behavioural Ecology and Sociobiology 10: 293-302.

Fincke, O.M. 1984. Giant damselflies in a tropical forest: reproductive behavior of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster*. Advances in Odonatology 2: 13-27.

Fincke, O.M. 1988. Sources of Variation in lifetime reproductive success in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). In Reproductive Success (T.M. Clutton-Brock) (ed.), University of Chicago Press, Chicago, London.

Fincke, O.M. 1992. Interspecific competition for tree holes: consequences for mating systems and coexistence in neotropical damselflies. American Naturalist 139: 80-101.

Fincke, O.M. 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding famale mating patterns and female choice. Biological Journal of the Linnean Society 60 (2): 201-220.

Fincke, O.M., J.K. Waage & W.D. Koenig 1997. Natural and sexual selection components of odonate mating patterns. In: the evolution of mating systems in insects and arachnids (J.C. Choe & B.J. Crespi (eds.)). Cambridge University Press.

Fitzstephens, D.M. & T. Getty 2000. Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx maculata*. Animal Behaviour 60: 851-855.

Folstad, I. & A.J. Karter 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. American Naturalist 139: 603-622.

Forsyth, A. & R.D. Montgomerie 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. Behavioral Ecology and Sociobiology 21: 73-81.

Forrest, T.G. 1980. Phonotaxis in mole crickets: ist reproductive significance. Florida Entomologist 63: 45-53.

Forrest, T.G. 1987. Insect size tactics and developmental strategies. Oecologia 73: 178-184.

Foster, S.A. 1999. The geography of behaviour: an evolutionary perspective. Trends in Ecology and Evolution 14: 190-195

Freeland, W.J. 1981. Parasitism and behavioural dominance among male mice. Science 213: 461-462.

Gerhardt, H.C. 1983. Communication and the environment. In Animal behaviour (T.R. Halliday and P.J.B. Slater (eds)): Blackwell Scientific, Oxford.

Gilchrist, G.W. 1990. The consequences of sexual dimorphism in body size for butterfly flight and thermoregulation. Functional Ecology 4: 475-488.

Göransson, G., T. von Schantz, I. Fröberg, A. Helgée & H. Witzell, 1990. Male characteristics, variability and harem size in the pheasant, *Phasianus colchicus*. Animal Behaviour 40: 89-104.

Gonzáles-Soriano, E., R. Novelo-Gutiérrez, & M. Verdugo-Garza, 1982. Reproductive behaviour of *Palaemnema desiderata* Selys (Odonata: Platystictidae). Advances in Odonatology 1: 55-62.

Grafen, A. 1987. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. Animal Behaviour 35: 462-467.

Greenwood, P.J. & P.H. Harvey, 1982. The natal and breeding dispersal of birds. A. Rev. Ecol. Syst. 13: 1-21.

Grether, G.F. 1996 a. Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the Rubyspot Damselfly *Hetaerina americana*. Evolution 50 (5): 1939-1948.

Grether, G.F. 1996 b. Intrasexual competition alone favours a sexually dimorphic ornament in the Rubyspot Damselfly *Hetaerina americana*. Evolution 50 (5): 1949-1957.

Gross, M.R. & E.L. Charnov 1980. Alternative male life histories in Bluegill Sunfish. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 77: 6937-6940.

Gross, M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. Trends in Ecology and Evolution 11: 92-98.

Gwynne, D.T. 1989. Does copulation increase the risk of predation? Trends in Ecology and Evolution 4: 54-56.

Hack, M.A. 1997. The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. Behavioural Ecology 8: 28-36.

Haley, M.P. 1994. Resource-holding power asymmetries, the prior residence effect, and reproductive payoffs in male northern elephant seal fights. Behavioral Ecology and Sociobiology 34: 427-434.

Haller, J.1995. Biochemical background for an analysis of cost-benefit interrelations in aggression. Neurosci Biobehav Rev 19: 599-604.

Halliday, T. 1980. Sexual strategy. Oxford University Press, Oxford, Melbourne.

Hamilton, W. & M. Zuk 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science 218: 384-387.

Heath, J.E., J.L. Hanegan, P.J. Wilkin & M. Shoemaker Heath 1971. Adaption of the thermal responses of insects. American Zoologist 11: 145-156.

Heinrich, B. 1981. Insect Thermoregulation.Wiley, New York: 1-137.

Heinrich, B. 1993. The hot blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation. Springer, Berlin - Heidelberg: pp 601.

Heinrich, B. & T.M. Casey 1987. Heat transfer in dragonflies:“fliers“ and “perchers“. Journal of experimental Biology 74: 17-36.

Hetru, C., D. Hoffmann & P. Bulet 1998. Antimicrobial peptides from insects. In molecular mechanisms of immune responses in insects (P.T. Brey & D. Hultmark eds.), Chapman and Hall: 67 – 69.

Heymer, A. 1966. Études comparées du comportement inné de *Platycnemis acutipennis* Selys 1841 et de *Platycnemis latipes* Rambur 1842 (Odon. Zygoptera). Ann. Soc. Entomol. Fr. 2: 39 - 73.

Heymer, A. 1973. Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Fortschr. Verhalt. Parey, Berlin, Hamburg.

Hilfert, D. 1997. Early morning ovipositin of dragonflies with low temperature for male-avoidance (Odonata: Aeshnidae, Libellulidae). Entomologia Generalis 21(3): 177-188.

Hilfert, D. 1998. Temperature dependence of flight activity of Odonata by ponds. Odonatologica 27 (1): 45-59.

Hilfert, D. & G. Rüppell 1997. Alternative mating tactics in *Calopteryx splendens* (Odonata: Calopterygidae). Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 11:411-414.

Hilfert-Rüppell, D. 2000. To stay or not to stay: decision making during territorial behaviour of *Calopteryx haemorrhoidalis* and *Calopteryx splendens splendens* (Zygoptera: Calopterygidae). International Journal of Odonatology 2: 167 -175.

Honek, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. Oikos 66: 483-492.

Howard, R.D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbiana*. Eolution 32: 850-871.

Hubbell, S.P. & L.K. Johnson 1987. Environmental variance in lifetime mating success, mate choice, and sexual selection. American Naturalist 130: 92-112.

Huntingford, F.A. & A.K. Turner 1987. Animal Conflict. London: Chapman and Hall.

Hurd, P.L. 1997. Cooperative signalling between opponents in fish fights. Animal Behaviour 54: 1309-1315.

Jaastad, G. 1998. Male mating success and body size in the European cherry fruit fly, *Rhagoletis cerasi* L. (Dipt., Tephritidae). Journal of Applied Entomology 122: 121-124.

Johnstone, R.A. 1997. The evolution of animal signals. In: Behavioural ecology (Krebs, J.R. & N.B. Davies (eds)). Blackwell scientific, Oxford.

Johnstone, R.A. & K. Norris 1993. Badges of status and the cost of aggression. Behavioural Ecology and Sociobiology 32: 127-134.

Jones, G.P. 1981. Spawning-site choice by female *Pseudolabrus celidotus* (Pisces: Labridae) and ist influence on the mating system. Behavioural Ecology and Sociobiology 8: 129-142.

Kähler, W.-M. 1994. SPSS für Windows. Datenanalyse unter Windows.Vieweg, Braunschweig, Wiesbaden.

Kallapur, V.L. & C.J. George 1973. Fatty acid oxidation by the flight muscles of the dragonfly *Pantala flavescens*. Journal of Insect Physiology 19: 1035 – 1041.

Keserü, E. 1992. Territorialität und physische Parameter bei *Calopteryx haemorrhoidalis* Männchen Vander Linden, 1825 (Odonata: Calopterygidae). Diplomarbeit Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, 80 S.

Kirkton, S.D. 2001. Age-specific behavior and habitat selection of adult male damselflies, *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae). Journal of Insect Behavior 14 (4): 545.

Koenig, W.D. & S.S. Albano 1985. Patterns of territoriality and mating success in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Anisoptera). American Naturalist 114: 1-12.

Koops, M.A. & J.W.A. Grant 1993. Weight asymmetrie and sequential assessment in convict cichlid contests. Canadian Journal of Zoology 71: 475-479.

Krebs, J.R. 1982. Territorial defence in the great tit (Parus major): do residents always win? Behavioural Ecology and Sociobiology 11: 185-194.

Krenn, H.W. & G. Pass 1996. Wing circulatory organs of insects – morphology and evolution. Proceedings of XX th International Congress of Entomology, Firenze, p.117.

Lambert, C.L. 1994. The influence of larval density on larval growth, and the consequences for adult survival and reproductive success in the damselfly *Calopteryx virgo* (Odonata). Dissertation an der Universität in Plymouth, U.K.

Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaption in polygenic characters. Evolution 34: 292-305.

Lanyon, S.M. & C.F. Thompson 1986. Site fidelity and habitat quality as determinants of settlement pattern in male painted buntings. Condor 88: 206-210.

Lawrence, W.S. 1987. Dispersal: an alternative mating tactic conditional on sex ratio and body size. Behavioural Ecology and Sociobiology 21: 367-373.

Le Boeuf, B.J. 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. American Zoologist 14: 163-176.

Le Boeuf, B.J. & S. Mesnick 1990. Sexual behaviour of male northern elephant seals: I. Lethal injureis to adult females. Behaviour 116: 143-162.

Lehmann, A. & J.H. Nüß 1998. Libellen. Bestimmungsschlüssel. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg.

Leimar, O., S. Austad & M. Enquist 1991. A test of the sequential assessment game: fighting in the bowl and doily spider *Frontinella pyramitela*. Evolution 45: 862-874.

Lima, S.L. & L.M. Dill 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology 68: 619-640.

Lindeboom, M. 1996. Fortpflanzungsbiologie der Gebänderten Prachtlibelle *Calopteryx splendens* (Calopterygidae, Odonata). Dissertation an der Albert-Ludwigs-Uniersität, Freiburg im Breisgau: 1-172.

Lindeboom, M. 1998. Post-copulatory behaviour in Calopteryx females (Insecta, Odonata, Calopterygidae). Pantala 1: 175-184.

Littlejohn, M.J. 1977. Long range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. In The reproductive biology of amphibians (D.H. Taylor & I.S. Guttman (eds)): Plenum Press, New York.

Lorenz, K. 1970. Studies in animal and human behaviour. Methuen, London.

Lorenz, K. 1978. Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie. Springer, Wien, New York.

Luyten, P.H. & N.R. Liley 1985. Geographic variation in the sexual behavior of the guppy, Poecilia reticulata (Peters). Behaviour 95: 164–179.

Malcom, S.B. 1992. Prey defence and predator foraging. In Natural Enemies (M.J. Crawley). Oxford, Blackwell Scientific Publications: 458-475.

Marden, J.H. 1987. Maximum lift production during takeoff in flying animals. Journal of experimental Biology 130: 235-258.

Marden, J.H. 1989. Bodybuilding dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. Physiological Zoology 62 (2): 505-521.

Marden, J.H., M.G. Kramer & J. Frisch 1996. Age-related variation in body temperature, thermoregulation and activity in a thermally polymorphic dragonfly. Journal of experimental Biology 199: 529 – 535.

Marden, J.H. & R.A. Rollins 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. Anim Behav 48: 1023-1030.

Marden, J.H. & J.K. Waage 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attritition. Animal Behaviour 39: 954-959.

Martens, A. 1992. Aggregationen von *Platycnemis pennipes* (Pallas) während der Eiablage (Odonata: Platycnemididae). Dissertation Technische Universität Braunschweig.

Martens, A. 1996. Die Federlibellen Europas: Platycnemididae. Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 626. Westarp-Wissenschaften, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

May, M. 1984. Energetics of adult Anisoptera, with special reference to feeding and reproductive behaviour. Advances in Odonatology 2: 95-116.

May, M. 1991. Thermal adaptions of dragonflies, revisited. Advances in Odonatology 5: 7-88.

Maynard-Smith, J. 1978. The evolution of sex. Cambridge University Press, Cambridge.

Maynard-Smith, J. 1982. Evolution and the theorie of games. Cambridge University Press, Cambridge.

Maynard-Smith, J. & D.G.C. Harper 1988. The evolution of aggression: can selection generate variability? Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 319: 557-570.

Maynard-Smith, J. & G.A. Parker 1976. The logic of asymmetric contests. Animal Behaviour 24: 159–175.

Mc Farland, D. & A.I. Houston 1981. Quantitative Ethology. London: Pitman Publishing.

Mc Vey, M.E. 1988. The opportunity for sexuell selection in a territorial dragonfly, *Erythemis simplicicollis*. In Reproductive Success (T.M. Clutton-Brock) (ed.), University of Chicago Press, Chicago, London.

Meek, S. & T.B. Herman 1991. The influence of oviposition resources on the dispersion and behaviour of calopterygid damselflies. Canadian Journal of Zoology 69: 835-839.

Metcalfe, N.B., A.C. Taylor & J.E. Thorpe 1995. Metabolic rate, social status and life history strategies in Atlantis salmon. Animal Behaviour 49: 431-436.

Miller, P. 1987. An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans*. Odonatologica 16: 37-56.

Miller, P. & A.C. Miller 1981. Field observations on copulatory behaviour in Zygoptera, with an examination of the structure and activity of the male genitalia. Odonatologica 10: 201-218.

Miller, T. 1997. http://entmuseum9.ucr.edu/ENT 173/neurohor96.html.

Moore, A.J. 1989. The behavioral ecology of *Libellula luctuosa* (Burmeister) (Odonata: Libellulidae): III. Male density, OSR, and male and female mating behavior. Ethology 80: 120-136.

Neat, F.C., A.C. Taylor & F.A Huntingford 1998 a. Proximate costs of fighting in male cichlid fish: the role of injuries and energy metabolism. Animal Behaviour 55: 875-882.

Neat, F.C., F.A. Huntingford & M.C.M. Beveridge 1998 b. Fighting and assessment in male chiclid fish: the effects of asymmetry in gonadal state and body size. Animal Behaviour 55: 883-891.

Neubauer, K. 1992. Das Schalfplatzverhalten von *Calopteryx haemorrhoidalis* (Vander Linden 1825). Diplomarbeit Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, 81 S.

Noble, G.K. 1939. The role of dominance in the likfe of birds. Auk 56: 263-273.

Nolet, B.A. & F. Rosell 1994. Teritoriality and time budget in beavers during sequential settlement. Canadian Journal of Zoology 72: 1227-1237.

Nonacs, P. & H.K. Reeve 1995. The ecology of cooperation in wasps: causes and consequences of alternative reproductive decisions. Ecology 76: 953-967.
O'Neill, K.M. 1983. Territoriality, body size and spacing in males of the bee wolf *Philanthus basilaris* (Hymenoptera: Sphecidae). Behaviour 86: 295-321.
Oppenheimer, S.D. 1991. Functions of courtship in *Calopteryx maculata* (Odonata:Calopterygidae): an experimental approach. Ph.D. dissertation, Brown University, USA.
Oppenheimer, S.D. & J Waage 1987. Hand pairing: A new technic for obtaining copulations within and between Calopteryx species (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica 16 (3): 291-296.
Otronen, M. 1995. Energy reserves and mating success in the yellow dung fly *Scatophaga stercoraria*. Functional Ecology 9: 683 – 688.
Parker, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biological Reviews 45: 525-567.
Parker, G.A. 1974. Assessment and the evolution of fighting behaviour. Journal of theoretical Biology 47: 223-243.
Parker, G.A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In Sexual selection and reproduction competition in insects (M.S. Blum & N. Blum (eds)): Academic Press, New York: 123-166.
Partridge, L., A. Hoffmann & J.S. Jones 1987: Male size and mating success in *Drosophila malanogaster* and *D. pseudoobscura* under field conditions. Animal Behaviour 35: 468 - 476.
Pavey, C.R. & D.R. Fielder 1996. The influence of size differential on agonistic behaviour in the freshwater crayfish, *Cherax cruspidatus* (Decapoda: Parastacidae). Journal of Zoology London 238: 445-457.
Pajunen, V.I. 1966. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odonata: Calopterygidae). Annales Zoolica Fennica 3: 201-214.
Payne, R.J.H. 1998. Gradually escalatingfights and displays: the cumulative assessment model. Animal Behaviour 56: 651-662.
Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press.
Pitnick, S. & T.A. Markow 1994. Male gametic strategies: sperm size, testis size, and the allocation of ejaculate among successive mates by the sperm limited fly *Drosophila pachea* and ist relatives. American Naturalist 143: 785-819.
Plaistow, S.J. 1997. Energetic contsraints and male reproductive success in the damselfly *Calopteryx splendens xantosthoma*. PhD thesis, University of Sheffield, UK.
Plaistow, S.J. & M.T. Siva-Jothy 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xantosthoma* (Charpentier). Proceedings of the Royal Society of London B 263:1233-1238.
Plaistow, S.J. & Y. Tsubaki 2000. A selective trade-off for territoriality and non-territoriality in the polymorphic damselfly Mnais costalis. Proceedings of the Royal Society of London B 267: 969–975.
Poethke, H.-J. & H. Kaiser 1985. A simulation approach to evolutionary game theory: the evolution of time-sharing behaviour in a dragonfly mating system. Behavioral Ecology and Sociobiology 18: 155-163.
Pyke, G.H. 1979. The economics of territory size and time budget in the golden-winged sunbird. American Naturalist 114: 131-145.
Qvarnström, A. & E. Forsgren 1998. Should females prefer dominant males? Trends in Ecology and Evolution 13 (12): 498-501.

Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. American Naturalist 111: 917-938.

Rantala, M.J. 2000. Immunocompetence, developmental stability and wingspot size in the damselfly *Calopteryx splendens* L. Proceedings of the Royal Society of London 267 (1460): 2453-2458.

Rehfeldt, G.E. 1990. Anti-predator strategies in oviposition site selection of *Pyrrhosoma nymphula* (Zygoptera: Odonata). Oecologia 85: 233-237.

Rehfeldt, G.E. 1991. The upright male position during oviposition as an antipredator response in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 20: 69-74.

Rehfeldt, G.E. 1995. Natürliche Feinde, Parasiten und Fortpflanzung von Libellen. Braunschweig. Aqua & Terra Verlag.

Renner, M., V. Storch & U. Welsch 1991. Kükenthals Leitfaden für das zoologische Praktikum. Gustav Fischer Verlg Stuttgart, Jena, 20. Aufl.: 458.

Richardson, J.M.L. & R.L. Baker 1997. Effect of body size and feeding on fecundity in the damselfly *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). Oikos 79: 477-483.

Roeder, T. 1999. Octopamine in invertebrates. Progress in Neurobiology 59: 533-561.

Rohwer, S. 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. Evolution 29: 593-610.

Rohwer, S. & E. Røskaft 1989. Results of dyeing male yellow-headed blackbirds solid black: implications for the arbitrary identity badge hypothesis. Behavioural Ecology and Sociobiology 25: 39-48.

Rolff, J. 1999. Parasitism increases offspring size in a damselfly: experimental evidence for parasite-mediated maternal effects. Animal Behaviour 58: 1105-1108.

Rolff, J., H. Antvogel & I. Jökel 1999. No correlation between ectoparasitism and male mating success in a damselfly: absence of parasite-mediated sexual selection? Eingereicht.

Rowe, L. 1992. Convenience polyandry in a water strider: foraging conflicts and female control of copulation frequency and guarding duration. Animal Behaviour 44: 189-202.

Rowe, L., G. Arnqvist, A. Shi & J.J. Kruppa 1994. Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: a water strider as a model system. Trends in Ecology and Evolution 9: 289-293.

Rowe, R.J. 1978. *Ischnura aurora* (Brauer), a dragonfly with unusual mating behaviour (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 7: 375-383.

Rowe, R.J. 1988. Alternative oviposition behaviours in three New Zealand corduliid dragonflies: their adaptive significance and implications for male mating tactics. Biological Journal of the Linnean Society 92: 43-66.

Rüppell, G. 1985. Kinematic and behavioural aspects of flight of the male Banded Agrion, *Calopteryx* (Agrion) *splendens* L. In Insect Locomotion (Gewecke L.M. & G. Wendler (eds)) Parey, Berlin, Hamburg : 195-204.

Rüppell, G. 1989. Kinematic analysis of symmetrical flight manoeuvres of Odonata. Journal of experimental Biology 144: 13-42.

Rüppell, G. 1999. Prey capture flight of Calopteryx haemorrhoidalis /Vander Linden) (Zygoptera: Calopterygidae). International Journal of Odonatology 2 (1): 123-131.

Rüppell, G. & R. Rudolph 1993. Variabilität im Fortpflanzungsverhalten bei japanischen Prachtlibellen. Unterrichtsfilm IWF, D 1812.

Sang, J.H. & B. Burnet 1963. Physiological genetics of melanotic tumors in *Drosophila melanogaster*. I The effects of nutrila balance on tumor penetrance in the tu^A strain. Genetics 48: 235-253.

Shelly, T.E. 1982. Comparative foraging behaviour of light – versus shade – sseking adult damselflies in a lowland neotropical forest (Odonata: Zygoptera). Physiological Zoology 55: 335-343.

Shutler, D. & P.J. Weatherhead 1991. Owner and floater red-winged blackbirds: determinants of status. Behavioral Ecology and Sociobiology 28: 235-242.

Siva-Jothy, M.T. 1987. Variation in copulation duration and the resultant degree of sperm removal in Orthetrum cancellatum (L.) (Libellulidae: Odonata) Behavioural Ecology and Sociobiology 20: 147-151.

Siva-Jothy, M.T. 1997. Odonate ejaculate structure and mating systems. Odonatologica 26: 415-437.

Siva-Jothy, M.T. & R.E. Hooper 1995. The disposition and genetic diversity of stored sperm in females of the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). Proceedings of the Royal Society of London B 259: 313-318.

Siva-Jothy, M.T. & S.J. Plaistow 1999. A fitness cost of eugregarine parasitism in a damselfly. Ecological Entomology 25: 1-6.

Skinner, B.F. 1963. Operant Behavior. American Psychologist 18: 503-515.

Smith, S.M. 1978. The "underworld" in a territorial species: adaptive startegy for floaters. American Naturalist 112: 571-582.

Sokal, R. & F.J. Rohlf 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. Freeman, New York

Steele, R.H. & L. Partridge 1988. A courtship advantage for small males in *Drosophila subobscura*. Animal Behaviour 36: 1190 – 1197.

Stoks, R. 2000. Components of lifetime mating success and body size in males of a scrambling damselfly. Animal Behaviour 59: 339-348.

Sutherland, W.J. 1985. Chance can produce a sex difference in variance in mating success and explain Bateman's data. Animal Behaviour 33: 1349-1352.

Switzer, P.V. 1997. Post reproductive success affects future habitat selection. Behavioral Ecology and Sociobiology 40: 307-312.

Tanaka, S. & Y. Suzuki 1998. Physiological trade offs between reproduction, flight capability and longevity in a wing – dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. Journal of Insect Physiology 44: 121-129.

Thompson, D.J. 1989. Sexual size dimorphism in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). Advances in Odonatology 4: 123-131.

Thompson, D.J. 1990. The effects of survival and weather on life-time egg production in a model damselfly. Ecological Entomology 15 (4): 455-462.

Thompson, D.J. 2002. New perspectives. Body size and fitness in Odonata, stabilizing selection and meta-analysis too far? Ecological Entomology 27 (3): 378.

Thornhill, R. & J. Alcock, 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London.

Truemann, J.W., S.C. Gammie & S. Mc Nabb 1998. Role of neuroendocrine cascades in orchestrating complex behavioral programs in insects. In Neuroetology on the move, Proceedings of the 26th Göttingen Neurobiology Conference Vol I, Elsner N & R Wehner (eds). G Thieme Verlag Stuttgart, NY.

Tsubaki, Y. & T. Ono 1986. Competition for territorial sites and alternative mating tactics in the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). Behaviour 97: 234-252.

Tsukamoto, L.; K. Kuki & S. Tojo 1994. Mating tactics and constraints in the gregarious insect *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae). Annals of the Entomological Society of America 87 (6): 962-971.

Verrell, P.A. 1999. Geographic variation in sexual behavior. In Geographic variation in behavior (Foster, S.A. & J.A. Endler (eds)). Oxford University Press, New York

Waage, J.K. 1979 a. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. Science 203: 916-918.

Waage, J.K. 1979 b. Adaptive significance of postcopulatory guarding of mates and nonmates by male *Calopteryx maculata* (Odonata). Behavioral Ecology and Sociobiology 6: 147-154.

Waage, J.K. 1984. Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. In: Sperm competition and the evolution of animal mating systems (R.L. Smith (ed)). Academic Press, Orlando.

Waage, J.K. 1987. Choice of oviposition sites by female *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae). Behavioral Ecology and Sociobiology 20: 439-446.

Waldeck, C. 2002. Alternative und territoriale Paarungstaktiken männlicher *Calopteryx splendens splendens* (Harris) (Odonata, Calopterygidae) unter Einfluß von Weibchenwahl und sinkender Populationsdichte. Diplomarbeit Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, 111 S.

Waltz, E.C. 1982. Alternative mating tactics and the law of deminishing returns: the satellite treshold model. Behavioral Ecology and Sociobiology 10: 75-83.

Waltz, E.C. & L.L. Wolf 1984. By Jove! Why do alternative mating tactics assume so many different forms? American Zoologist 24: 333-343.

Weidlich, P. 1999. Ektoparasiten, Überleben und Sperma: Eine experimentelle Studie an *Coenagrion puella* (Odonta: Coenagrionidae). Diplomarbeit Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, 77 S.

Weinheber, N. 1992. Variabilität der Größenparameter und Ernährungsstrategie einer Population von *Calopteryx haemorrhoidalis* (Vander Linden 1825). Diplomarbeit Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, 184 S.

Wildermuth, H. 1991. Behaviour of *Perithemis mooma* Kirby at the ovipositon site (Anisoptera: Libellulidae). Odonatologica 20: 471-478.

Wilson, E.O. 1975. Sociobiology: The new synthesis. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Wilson, M.A., R.E. Gatten & N. Greenberg 1990. Glycolysis in *Anolis carolinensis* during agonistic encounters. Physiological Behaviour 48: 139-142.

Wittenberger, J.F. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals: In: Handbook of behavioral neurobiology, vol. 3, Social behavior and communication. (Marler, P.& J.G. Vandenbergh (eds)). Plenum, New York.

Woodring, J.P., L.A. Mc Bridge & P. Fields 1989. The role of octopamine in handling and exersice – induced hyperglycaemia and hyperlipaemia in *Acheta domesticus*. Journal of Insect Physiology 35: 613 –617.

Wolf, L.L., E.C. Waltz, D. Klockowski & K. Wakeley 1997. Influences on variation in territorial tenures of male white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*) (Odonata: Libellulidae). Journal of Insect Behaviour 10: 31- 48.

Zeh, D.W., J.A. Zeh & E. Bermingham 1997. Polyandrous, sperm-storing females: carriers of male genotypes through episodes of adverse selection. Proceedings of the Royal Society of London B 264: 19-125.

Zeiss, C. 1998. Zum Prädationsrisiko von Libellenweibchen während der Eiablage – Experimentelle Untersuchungen an *Coenagrion puella* (L.) und *Notonecta glauca* L. Diplomarbeit Zoologisches Institut der Technischen Universität Braunschweig, 71 S.

Zink, R.M. & J.V. Remsen 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. Current Ornithology 4: 1–69.

Zupanc, G.K.H. 1996. Peptidergic transmission: from morphological correlates functional implications. Micron 27:35-91.

Danksagung

Viele Menschen haben mich auf meinem Weg zur Dissertation begleitet. Besonderer Dank gilt

meinem Doktorvater Prof. Dr. Larink für die wichtigen Hinweise und konstruktive Korrekturen bei meiner Arbeit.
PD Gunnar Rehfeldt für konstruktive Verbesserungsvorschläge und die Übernahme des Koreferrates.
meinen Freunden und Kollegen in der Arbeitsgruppe, besonders Reinhard Huwe für die gute Zusammenarbeit im Freiland und die technische Unterstützung.
Heike Keßler für Freilandbeobachtungen und Messarbeiten.
Nelida Gomez und Ulrich Höller für die Hilfe bei der Fettextraktion.
Prof. Dr. Hartmann und Frau Prof. Dr. König für die Erlaubnis, ihr Labor samt Ausstattung zu benutzen.
Dr. Frank Suhling für statistische Nachhilfe und auch, ebenso wie Prof. Andreas Martens, für Denkanstöße und Korrekturen an der Rohfassung.
dem Ecomusée de la Crau für die Arbeitserlaubnis im Naturschutzgebiet Peau de Meau und der Bezirksregierung Braunschweig für die Erlaubnis mit der Arbeit an Prachtlibellen.
Georg Rüppell für die unvergessliche Zeit an der Oker und in Südfrankreich, seinen Optimismus, die fruchtbaren Diskussionen und die Stunden, in denen ich in Ruhe arbeiten konnte.
meinen Eltern für das “Essen auf Rädern“ an der Oker und für das Babysitting.
meinem Sohn Jan Pascal, der mich immer wieder daran erinnert, alles etwas spielerischer zu sehen.

Veröffentlichungen anderer Art

Rüppell, G. und D. Hilfert, 1993. The flight of the relict dragonfly *Epiophlebia superstes* (SELYS) in comparison with that of the modern Odonata (Anisozygoptera: Epiophlebiidae). Odonatologica 22(3): 295-309.

Hilfert, D., 1994. Flugaktivität von Libellen am Fortpflanzungsgewässer in Abhängigkeit von verschiedenen klimatischen Faktoren und unterschiedlichen geographischen Lagen. Diplomarbeit, Zoologisches Institut, TU BS.

Rüppell, G. und D. Hilfert, 1995. Oviposition in triple connection of *Sympetrum frequens* (SÉLYS). Tombo 38:33-35.

Rüppell, G. und D. Hilfert, 1996. Die Lebensgeschichte von *Calopteryx haemorrhoidalis* (Calopterygidae): E-Film des IWF, Göttingen.

Hilfert, D. und G. Rüppell, 1997. Early morning oviposition of dragonflies with low temperature for male-avoidance (Odonata: Aeshnidae, Libellulidae). Entomologia Generalis 21(3): 177-188.

Hilfert, D., 1998. Temperature dependence of flight activity of Odonata by ponds. Odonatologica 27 (1): 45-59.

Martens, A., K. Grabow und D. Hilfert, 1998. Use of female's legs in tandem-linkage during flight of libellulid dragonflies (Anisoptera). Odonatologica 26 (4): 477-482.

Tagungsbeiträge

Hilfert, D. und G. Rüppell, 1993. Analysis of flight films on *Epiophlebia superstes* (SELYS). Ethological and phylogenetic aspects. International Symposium of Odonatology, Osaka, Japan.

Hilfert, D., 1995. Who is first? The begin of flight activity of odonates at ponds. International Symposium of Odonatology, Essen, Germany.

Rüppell, G. und D. Hilfert, 1996. Life history of *Calopteryx haemorrhoidalis* (Calopterygidae). Congress of International Entomology, Firenze, Italy.